ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 71

4

АПРЕЛЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1986

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Буркова, М. В. Едемская* и *Г. Н. Мартьянова*

Сдано в набор 9.01.86. Подписано к печати 1.04.86. М-18639. Формат бумаги 70×108 1/16.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.7
Усл. кр.-отт. 15.23. Уч.-изд. л. 17.98. Тираж 2311. Тип. зак. 29.

Ордена Трудового Красного Знамени
Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

ЗАДАЧИ БОТАНИКИ В СВЕТЕ РЕШЕНИЙ XXVII СЪЕЗДА КПСС

THE AIMS OF BOTANY IN THE LIGHT OF THE RESOLUTIONS OF XXVIITH CONGRESS OF THE COMMUNIST PARTY OF THE SOVIET UNION

Вместе со всем советским народом ученые встретили XXVII съезд КПСС новыми успехами в деле ускорения научно-технического прогресса, дальнейшим повышением качества, уровня и эффективности научных исследований, ускорения процессов внедрения их результатов в практику народного хозяйства.

Партия придает первостепенное значение науке как одному из основных факторов социально-экономического развития страны, интенсификации производства, совершенствования общественных отношений. «Политика партии в области науки, — говорится в новой Программе Коммунистической партии Советского Союза, — нацелена на создание благоприятных условий для динамичного прогресса всех отраслей знания, на концентрацию кадров, материальных и финансовых ресурсов на наиболее перспективных направлениях, призванных ускорять достижение намеченных экономических и социальных целей, духовное развитие общества, обеспечивать надежную обороноспособность страны».

В свете все возрастающих требований к обеспечению научно-технического прогресса ботаническая наука призвана всемерно содействовать разработке фундаментальных проблем изучения растительного мира на всех уровнях его организации, вовлечению в народное хозяйство, медицину и культуру богатейших природных ресурсов, их рациональному использованию и научно обоснованным методам охраны.

Первостепенное значение в решении этих задач принадлежит систематике растений и флористике как основам познания слагаемых растительного мира, его истории и эволюции. Советская ботаника в этой области занимает одно из ведущих мест в мировой науке. В XII пятилетке будут выполнены крупные исследования разных систематических групп растений, в том числе важных в народнохозяйственном отношении, изучены флоры многих регионов страны.

Важная роль отводится изучению внешнего и внутреннего строения растений, процессов их жизнедеятельности в разных эколого-климатических условиях. Это позволит расширить и углубить пути подхода к выявлению закономерностей роста и развития растительных организмов, влияния природных факторов на формирование их структуры, возможностей управления созданием нужных человеку качеств у растений и новых растительных форм.

Растительный покров как важнейший компонент биосферы во многом определяет условия среды обитания человека, а растительные ресурсы имеют важное значение в экономике, поэтому главными направлениями в изучении растительного покрова являются исследования зонально-географического распределения, структуры и продуктивности растительных сообществ, динамики и направлений изменений растительности под воздействием природных и антропогенных факторов, разработка охранных мероприятий, оптимизация естественных и окультуренных растительных ландшафтов.

Большие задачи стоят перед ботанической наукой по дальнейшей интенсификации сельского хозяйства, особенно в области растениеводства. Усовер-

шенствование современных биологических принципов и методов селекции культурных растений, поиск и введение в культуру технических, кормовых и пищевых растений природной флоры, улучшение состава, структуры и повышение продуктивности естественных кормовых угодий — таковы лишь первоочередные направления исследований на этом пути.

С насущными потребностями промышленного производства и медицины тесно связаны проблемы биотехнологии, нацеленные на переход к индустриальным, интенсивным разработкам новых типов биологически активных веществ, лекарственных средств и препаратов растительного происхождения. Особого внимания в этом направлении заслуживают исследования продуктов жизнедеятельности грибов и цветковых растений.

В конечном итоге ботаническая наука должна поставить на службу человеку всю совокупность знаний о растительном мире для рационального использования, охраны и приумножения его богатейших ресурсов. К этому призвал советских ученых завершившийся XXVII съезд Коммунистической партии Советского Союза.

УДК 561

Н. С. Снигиревская, И. Н. Сребродольская

ПЕРВАЯ НАХОДКА ОКАМЕНЕЛЫХ СТЕБЛЕЙ *PLEUROMEIA* (*LYCOPODIOPHYTA*) С СОХРАНИВШИМСЯ АНАТОМИЧЕСКИМ СТРОЕНИЕМ

N. S. SNIGIREVSKAYA, I. N. SREBRODOLSKAYA. THE FIRST FINDING OF PETRIFIED STEMS OF *PLEUROMEIA* (*LYCOPODIOPHYTA*) WITH THE PRESERVED ANATOMICAL STRUCTURE

Впервые на материале из нижнего триаса Дальнего Востока описано анатомическое строение стебля *Pleuromeia sternbergii*. Проводящая система интерпретируется как разновидность радиальной протостелы, вторичный рост отсутствует, листовые следы мезархные, лестничные трахеиды метаксилемы с фимбриллами. Обсуждается вопрос о родственных связях рода *Pleuromeia*.

Раннетриасовый род *Pleuromeia* Corda, потомок палеозойских плауновидных, представляет чрезвычайный интерес с точки зрения систематики и филогении растений, а также имеет немаловажное значение для стратиграфии и палеогеографии триаса вследствие широкого распространения и кратковременности своего существования. Установленный в прошлом веке и состоящий в настоящее время из 7 видов род *Pleuromeia* с середины текущего столетия стал объектом интенсивного исследования с точки зрения как морфологии, так и особенно экологии, поскольку в большинстве случаев остатки *Pleuromeia* встречаются захороненными на месте их произрастания.

Существующие представления о роде *Pleuromeia* базируются исключительно на внешней морфологии. Анатомическое строение этого растения до сих пор было неизвестно, что в значительной мере мешало вынести определенные суждения о его происхождении, хотя имеется единодушное мнение, что род *Pleuromeia* является связующим звеном между вымершими лепидодендроновыми и сигилляриевыми, с одной стороны, и современными изоетовыми — с другой.

Известно много различных взглядов на положение рода *Pleuromeia* в системе плауновидных и на его филогенетические связи с представителями этого отдела. M. Hirmer (1927) помещал род *Pleuromeia* в пор. *Lycopodiales*, ряд других авторов (Тахтаджян, 1956; Нейбург, 1960; «Основы палеонтологии», 1963; Chaloner, Boureau, 1967; Retallack, 1975; Ash, 1979) рассматривали его в порядках *Lepidodendrales* или *Lepidocarpales* (Thomas, Brack-Hanes, 1984), понимаемого Thomas и Brack-Hanes в объеме *Lepidodendrales* s. l. с типом рода *Lepidocarpon* D. H. Scott. С другой стороны, А. Н. Криштофович (1957), K. Pigg и G. Rothwell (1983в) отнесли *Pleuromeia* к пор. *Isoëtales*, а В. Р. Филин (1978) — к классу *Isoëtopsida*. Наряду с этим существует мнение, что род *Pleuromeia* должен быть выделен не только в самостоятельное семейство, как это предложил H. Potonié (1904), но и в отдельный пор. *Pleuromeiales* (Eames, 1936; Foster, Gifford, 1959; Grauvogel-Stamm, 1978; Снигиревская, 1980б).

На основании изучения стеблей плевромейи, относящихся к типу рода — *P. sternbergii* (Münster) Corda, уже первые исследователи (Germar, 1852; Spieker, 1854; Solms-Laubach, 1899) отмечали наличие центрального тяжа проводящей системы с отходящими от него листовыми следами, а также трабекул, которые, по мнению Th. Spieker (1854), H. Solms-Laubach (1899) и K. Mägdefrau (1931, 1956, 1968), были остатками рыхлой паренхимной ткани, быстро разрушав-

шейся в процессе фоссилизации. Spieker (1854) предполагал, что проводящая система плевромейи состоит из отдельных пучков, однако анатомически ее не исследовал. Mägdefrau (1956, 1968) интерпретировал проводящую систему стебля *P. sternbergii* как сифоностелу, а А. Л. Тахтаджян (1956) считал ее актиностелой. М. Ф. Нейбург (1960) полагала, что у *P. rossica* Neuburg также была сифоностела. Интересны фотографии образцов, приведенные ею на табл. IV (фиг. 6 и 7). На сколах «каменных ядер», в форме которых сохранились стебли *P. rossica*, в виде узких борозд на поверхности ядер видны трабекулы, а в центре — слепок стелы, окруженный внутренней паренхимной корой, по границе с которой произошел раскол образцов. Предположительно Нейбург интерпретировала ее вслед за Germar (1852) и Spieker (1854) как сердцевину.

Противоречивые суждения были высказаны и в отношении жизненной формы плевромейи. Одни авторы считали ее древовидным растением (Криштофович, 1953; «Основы палеонтологии», 1963), другие — полудревовидным (Ash, 1979; Grauvogel-Stamm, Duringer, 1983), а третьи — небольшим кустарником (Wang Z., Wang L., 1982). По мнению Mägdefrau (1968), внешняя морфология коры стебля свидетельствует об отсутствии вторичного роста. А. Л. Тахтаджян (1956) и T. Taylor (1981), напротив, полагали, что плевромейя имела вторичное утолщение, сопровождавшееся, в частности, образованием перидермы. Правда, Taylor, допуская существование вторичного роста на основании характера декортикации стебля, отмечал, что из-за отсутствия данных по анатомии вопрос о том, какие вторичные ткани — коровые или проводящие — выходят на поверхность стебля, остается открытым.

Spieker (1854) считал, что плевромейя была болотным или водным растением. По предположению Mägdefrau (1931, 1956, 1968), она была галофитом и суккулентом, развивавшим мощную водоносную паренхиму. К галофитам относят также *P. rossica* (Нейбург, 1960; Добрускина, 1982). Z. Wang и L. Wang (1982), а затем D. Mader (Mader, Wang, 1984) высказали мнение, что *P. jiaochengensis* Wang et Wang могла обитать вблизи оазисов в пустынных условиях. Выводы эти сделаны на основании изучения прижизненных захоронений *Pleuromeia*. Как позднее отмечают D. Mader и Z. Wang (1984), изучавшие плевромейю в ее местонахождениях в ФРГ, а также в Китае, она обитала на сухих участках в области аллювиальных равнин, по берегам протоков и речных дельт, на обнажавшихся из-под воды песчаных отмелях и пр. При этом ее практически чистые заросли оказались погребенными под аллювиальными или дюнными песками. По их мнению, морфологическое строение *Pleuromeia* является показателем аридного климата.

Опыт анатомического изучения плауновидных палеозоя и мезозоя одним из авторов настоящей статьи (Н. С. Снигиревской) подсказал вероятность сохранения внутреннего строения в стеблях плевромейи, известных в виде каменных ядер.

Материал был собран в нижнетриасовых темно-серых алевролитах и песчаниках бухты Парис на о. Русском близ Владивостока (Сребродольская, 1966). Поблизости на мысе Житкова из этих же отложений была сделана в свое время первая на территории Азии находка *P. sternbergii*, описанная Криштофовичем (1924).

Были исследованы два фрагмента стеблей *P. sternbergii*[1] (Ленинград, ЦНИГРмузей, колл. № 12 394) без признаков декортикации со спирально расположенными листовыми рубцами на наружной поверхности коры (см. таблицу, *1*). Стебли принадлежат растениям различного размера и возраста, очень незначительно различаются деталями внешнего и внутреннего строения. Один стебель около 10 см в длину и 3 см в диаметре (*1*), другой около 2 см в длину и 0.8 см в диаметре (*2*). Благодаря тому что на ранней стадии фоссилизации породы оказались насыщенными растворами карбоната кальция (5 %-ная HCl вскипает на всех образцах), клеточное строение тканей проводящей системы и частично коры прекрасно сохранилось, что показали уже первые срезы.

[1] Авторы, как и Криштофович (1924), относят дальневосточную плевромейю к виду *P. sternbergii* в противоположность мнению некоторых исследователей (М. К. Елиашевич в: Obrutschew, 1926; Красилов, Захаров, 1975; Krassilov, Zakharov, 1975), принявших для нее название *P. obrutschewii* Elias.

Проводящая система занимает в стебле центральное положение и очень мала по сравнению с его диаметром (см. таблицу, *1а—1в*, *2—2б*), что характерно для большинства древних плауновидных, особенно лепидодендроновых. Отношение диаметра стелы стебля к диаметру стебля 1 : 12 (*15*).

Следует отметить, что Germar (1852 : 189) указывал диаметр центрального тяжа «немного более одной линии» (linea — линия, 2.54 мм), а Spieker (1854 : 180) привел отношение между диаметром проводящего цилиндра и диаметром стебля 1 : 12, что соответствует и нашим данным. Для *P. rossica* Нейбург (1960) указывала отношение 1 : 2, однако изображенные ею стебли с обнаженным центральным тяжем подверглись сильной декортикации.

С определенностью можно сказать, что никаких признаков вторичного роста у изученных стеблей *Pleuromeia* не наблюдается. В случае, если бы он был, вторичная ксилема и перидерма остались бы при той вполне хорошей сохранности, которую демонстрируют оба образца. Таким образом, плевромейя, по крайней мере обнаруженная в Южном Приморье, является растением травянистым. Это положение представляется возможным распространить и на другие виды рода, даже если предположить, что вторичные ткани развивались только в основании стебля, как, например, у рода *Chaloneria* Pigg et Rothwell (1983a).

Первичная кора в ее основной массе слагалась средней зоной, ткани которой целиком разрушены. Внутренняя кора сохранилась лишь в виде фрагментов вокруг стелы стебля и в области контакта с листовыми следами и эндодермой (*3*). При этом в результате полного разрушения средней зоны коры стела и листовые следы оказываются подвешенными с помощью трабекул в полом стебле, как у селагинеллы. По мнению Spieker (1854) и Mägdefrau (1968), трабекулы в стеблях *Pleuromeia* образованы рыхлой, рано разрушавшейся паренхимной тканью. Однако представляется более правильным, что они, как у селагинеллевых (Bierhorst, 1971), были образованы разраставшимися клетками эндодермы (*4*) и окружающей паренхимной тканью внутренней коры (*3*, справа).

В соответствии с классификацией типов стелы, предложенной Ogura (1938), проводящая система стебля может рассматриваться как разновидность радиальной протостелы, известной, например, у некоторых видов рода *Lycopodium* L. Ксилема на поперечных срезах стелы (*1в*, *2а*, *2б*) имеет вид округлых (в числе 4—5) тяжей, разделенных ксилемной паренхимой (*6*), что создает впечатление пучкового строения. Сходное рассечение первичной ксилемы радиально вытянутыми пластинами ксилемной паренхимы наблюдается также у рода *Chaloneria* (Pigg, Rothwell, 1983a), однако у него оно выражено значительно меньше. Метаксилема у *Pleuromeia* состоит из лестничных и сетчатых трахеид. Подобно лепидодендроновым, тахтаджянодоксовым и чалонериевым между лестничными и сетчатыми утолщениями наблюдаются фимбриллы (*7*).

Флоэма располагается, чередуясь с ксилемой, по окружности стелы в форме радиально вытянутых на поперечных срезах узких тяжей между клетками ксилемной паренхимы (*1в*, *2а*, *2б*). Флоэма, по-видимому, занимает также центральную часть стелы. Ее клетки с пористыми стенками очень сходны с элементами флоэмы *Chaloneria* (Pigg, Rothwell, 1983a).

Листовые следы мезархные (*3а*), как у некоторых видов *Lepidophloios* Sternb. (Andrews, Murdy, 1958) и *Lycopodium* (Foster, Gifford, 1959). Germar (1852), Mägdefrau (1931, 1956, 1968) и Нейбург (1960), исследуя отпечатки листьев плевромейи, отмечали тот факт, что жилка выглядит двойной. В связи с мезархным строением пучка это кажется вполне объяснимым. Клетки флоэмы относительно хорошо сохранились в центральной части листового следа (*3а*, указаны стрелкой). Подходя к стеле стебля под очень острым углом, концентрический мезархный пучок модифицируется в коллатеральный (*1б*, *лс*, *1д*).

Наружный контур стелы на поперечных срезах образован сильно вытянутыми в длину стебля клетками эндодермы с темным содержимым. Они хорошо видны как на поперечных (*2а*), так и продольных срезах (*4*).

Внутрь от эндодермы кое-где сохранилась в непосредственном контакте с ксилемой трансфузионная ткань, состоящая из двух типов клеток: одни более или менее изодиаметрические с лестничной и сетчатой поровостью, другие трахеидоподобные, с горизонтальными поперечными стенками, с сетчатой поровостью, местами переходящей в точечную (*5*).

Снаружи непосредственно к эндодерме примыкают ткани внутренней коры, состоящей из различных по величине клеток неудовлетворительной сохранности. В ней находятся многочисленные радиально вытянутые перьевидные кристаллы солей железа (по определению В. Ф. Чернышовой, ЛГУ), маскирующие в значительной мере ее клеточную структуру. Похожие кристаллы переполняют также ткань внешней коры, которая хорошо видна на одном из поперечных срезов (*1a*).

Анатомическое исследование *P. sternbergii* позволяет сделать ряд выводов.

Камбиальная активность в стебле отсутствует. Это убедительно доказывает, что плевромейя была растением травянистым. Строение стелы стебля необычного для древних плауновидных типа, который интерпретируется как разновидность радиальной протостелы. Мезархное строение листовых следов, по-видимому, можно рассматривать как результат специализации листьев энационного происхождения. Явление специализации этого типа листьев, правда, в другом направлении — по линии развития равно- и неравнодихотомического ветвления жилки — наблюдается у некоторых современных видов рода *Selaginella* L. (Wagner e. a., 1982).

Традиционно высказывание о том, что плевромейя похожа на маленькую редуцированную сигиллярию (Тахтаджян, 1956; Нейбург, 1960; «Основы палеонтологии», 1963). Однако в последние годы было высказано предположение (Снигиревская, 1980а; Pigg, Rothwell, 1983в), что уже в карбоне в эволюции плауновидных наметились две тенденции: одна была связана с древовидными растениями со стигмариевидными подземными органами, другая — с травянистыми формами, имеющими лопастной или округлый ризофор, подобный изоетовым. Развитием последней тенденции в раннем мезозое являются плевромейя и тахтаджянодокса, а в палеозое — чалонерия (Pigg, Rothwell, 1983в). Ультрамикроскопическое строение оболочки мегаспор *P. rossica* (Железкова, 1985) также свидетельствует о сходстве плевромейи с палеозойскими плауновидными.

К сожалению, недостаток материала не позволил более полно исследовать анатомическое строение стебля плевромейи, в том числе его базальной части. Представляется очень желательным изучение с помощью шлифов многочисленных остатков этого растения, известных в виде так называемых ядер. Вполне вероятно, что многие из них сохранили внутреннюю структуру стебля, изучение которой позволит окончательно разобраться в стелярной организации рода *Pleuromeia* и уточнить его положение в системе плауновидных.

ЛИТЕРАТУРА

Добрускина И. А. Триасовые флоры Евразии. — Тр. ГИН АН СССР, 1982, вып. 365. 196 с. — *Железкова Е. В.* Строение оболочки мегаспор *Pleuromeia rossica* (*Lycopodiophyta*) из нижнего триаса Ярославской области. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 4, с. 472—475. — *Красилов В. А., Захаров Ю. Д. Pleuromeia* из нижнего триаса р. Оленек. — Палеонт. журн., 1975, № 2, с. 133—139. — *Криштофович А. Н. Pleuromeia sternbergii* Münst. и *Hausmannia ussuriensis* n. sp. из мезозойских отложений Южно-Уссурийского края. — Изв. Рос. Ак. наук (1923), 1924, VI сер., т. 17, № 1—18, с. 291—300. — *Криштофович А. Н.* Некоторые загадочные растения меловой флоры и их значение для филогении. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия. М.: Госгеолиздат, 1953, с. 17—37. — *Криштофович А. Н.* Палеоботаника. 4-е изд. Л.: Гос. науч.-тех. изд-во нефт. и горно-топл. лит-ры, 1957. 650 с. — *Нейбург М. Ф. Pleuromeia* Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы. — Тр. ГИН АН СССР, 1960, вып. 13, с. 65—92. — *Основы* палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 698 с. — *Снигиревская Н. С.* Находка нового рода изоетовых в раннетриасовых отложениях Тунгусского бассейна. — Бот. журн., 1980а, т. 65, № 1, с. 95—96. — *Снигиревская Н. С. Takhtajanodoxa* Snig. — новое звено в эволюции плауновидных. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980б, с. 45—53. — *Сребродольская И. Н.* Новые данные о распространении и времени существования *Pleuromeia* на территории СССР. — ДАН СССР, 1966, т. 171, № 3, с. 702—705. — *Тахтаджян А. Л.* Высшие растения. Т. 1. От псилофитовых до хвойных Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с. — *Филин В. Р.* Ископаемые плауновидные. — В кн.: Жизнь растений. Т. 4. М.: Просвещение, 1978, с. 100—103. — *Andrews H. N., Murdy W. H. Lepidophloios* and ontogeny in arborescens lycopods. — Am. J. Bot., 1958, vol. 45, N 7, p. 552—560. — *Ash S. R. Skilliostrobus* gen. nov., a new lycopsid cone from the Early Triassic of Australia. — Alcheringa, 1979, vol. 3, p. 73—89. — *Bierhorst D.* Morphology of vascular plants. N. Y.: Macmillan Co., 1971. 560 p. — *Chaloner W. G., Boureau E. Lycophyta.* — In: Traité de paléobotanique, II. Paris, 1967, p. 437—785. — *Eames A. J.* Morphology of vascular plants. Lower groups (*Psilophytales* to *Filicales*). 1 ed. N. Y.; London, 1936. 433 p. — *Foster A. S., Gifford E. M.* Comparative morphology of vascular plants. San Francisko, 1959. 555 p. — *Ger-*

mar. *Sigillaria sternbergi* Münst. aus dem bunten Sandsteine. — Zeitschr. Deutsch. Geol. Gesel., Berlin, 1852, Bd 4, S. 183—189. — *Grauvogel-Stamm L.* La flore du grès a *Voltzia* (Buntstanstein supérieur) des Vosges du Nord (France). — Sci. Géol., 1978, mém. 50. 225 p. — *Grauvogel-Stamm L., Duringer P. Annalepis zeilleri* Fliche 1910 emend., un organe reproducteur de Lycophyte de la Lettenkohle de l'Est de la France. — Géol. Rund., 1983, Bd 72, Hf 1, S. 23—51. — *Hirmer M.* Handbuch der Paläobotanik, Bd. 1. München; Berlin: Druck und Verlag von R. Oldenburg. 1927. 708 S. — *Krassilov V. A., Zakharov Yu. D., Pleuromeia* from the Lower Triassic of the Far East of the USSR. — Rev. Palaeobot. Palyn., 1975, vol. 19, N 3, p. 221—232. — *Mader D., Wang Z.* Palaeoecology of the lycopod *Pleuromeia* in Lower Triassic continental Red Beds of Middle Europe and Chine. — In: Abstracts, 27 Int. Geol. Congr., Moscou, 1984, vol. 1, p. 285—286. — *Mägdefrau K.* Zur Morphologie und phylogenetischen Bedeutung der fossilen Pflanzengattung *Pleuromeia.* — Beih. Bot. Centralblatt, Dresden, 1931, Bd 48, Abt. II, Hf 1, S. 119—140. — *Mägdefrau K.* Paläobiologie der Pflanzen. 3-te Aufl., Jena, 1956. 443 S. — *Mägdefrau K.* Paläobiologie der Pflanzen. 4-te Aufl., Stuttgart, 1968. 549 S. — *Obrutschew W. A.* Geologie von Sibirien. — Fortschritte der Geologie und Paläontologie, Berlin, 1926, N 15. 572 S. — *Ogura J.* Handbuch der Pflanzenanatomie. II Abt., Bd VII, 2 Teil, Berlin, 1938. 476 S. — *Pigg K. B., Rothwell G. W., Chaloneria* gen. nov.: heterosporous Lycophytes from the Pennsylvanian of North America. — Bot. Gaz., 1983a, vol. 144, N 1, p. 132—147. — *Pigg K. B., Rothwell G. W.* Megagametophyte development in the *Chaloneriaceae* fam. nov., permineralised paleozoic *Isoëtales* (*Lycopsida*) — Bot. Gaz., 1983b, vol. 144, N 2, p. 295—302. — *Potonié H. Pleuromeia sternbergi* und *P. oculina.* — Ab. Beschr. foss. Pflanzenrest, 1904, Ser. B, Lief. 2, N 38, S. 1—15. — *Retallack G.* The life and time of a Triassic lycopod. — Alcheringa, 1975, vol. 1, p. 3—29. — *Solms-Laubach H.* Über das Genus *Pleuromeia.* — Bot. Zeitung, 1899, Bd 57, Hf 12, S. 227—243. — *Spieker Th. Pleuromeia*, eine neue fossile Pflanzen Gattung und ihre Arten, gebildet aus der *Sigillaria sternbergi* Münst. des bunten Sandsteins zu Bernburg. — Zeit Schr. Gesammt. Naturw., 1854, Bd 3, S. 177—191. — *Taylor T.* Paleobotany. An introduction to fossil plant biology. N. Y., 1981. 589 p. — *Thomas B. A., Brack-Hanes Sh.* A new approach to family grouping in the Lycophyte. — Taxon, 1984, vol. 33, N 2, p. 247—255. — *Wagner W. H., Jr., Beitel J. M., Wagner F. S.* Complex venation patterns in the leaves of *Selaginella* megaphyll-like leaves in Lycophytes. — Science, 1982, vol. 218, p. 793—794. — *Wang Z., Wang L.* A new species of the lycopsid *Pleuromeia* from the Early Triassic of Shanxi, China, and its ecology. — Palaeont., 1982, vol. 25, pt. 1, p. 215—225.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Всесоюзный геологический институт,
Ленинград.

Получено 9 VII 1985.

SUMMARY

The anatomy of petrified stems of *Pleuromeia* from the sediments of Early Triassic of the Far East was studied for the first time. Their vascular system is the variant of radial protostele; cambial activity is absent; leaf traces are mesarch; scalariform and reticulate tracheids of metaxylem are with fimbrillae. The affinity of genus *Pleuromeia* is discussed.

УДК 582.677.1 : 537.533.35

Н. И. Габараева

УЛЬТРАСТРУКТУРНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РАЗВИТИЯ ИНТИНЫ *MICHELIA FUSCATA* (*MAGNOLIACEAE*) В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ОРГАНЕЛЛ МИКРОСПОР И ТАПЕТУМА

N. I. GABARAYEVA. ULTRASTRUCTURE ANALYSIS OF THE INTINE DEVELOPMENT OF *MICHELIA FUSCATA* (*MAGNOLIACEAE*) IN CONNECTION WITH THE CHANGES OF CYTOPLASMIC ORGANELLES OF MICROSPORES AND TAPETUM

Исследовано развитие интины *Michelia fuscata* вслед за развитием экзины (Габараева, 1986). Начало формирования интины I проходит на фоне продолжающегося заложения ламеллятной эндэкзины. Первые элементы гранулярной интины I имеют неправильно-сферическую форму, синтезируются аппаратом Гольджи и выделяются путем экзоцитоза за плазмалемму. В процессе развернутого построения интины I в цитоплазме микроспор наблюдаются пузырьки двух типов: мелкие с тонкофибриллярным содержимым и крупные со сферическими гранулами, идентичными гранулам уже отложенной части интины I. Предполагается, что оба типа пузырьков — производные диктиосом. В это же время видны концентрические цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР), отчленяющие крупные ампуловидные электронно-прозрачные пузырьки; предполагается, что ГЭР синтезирует гидролитические ферменты, включающиеся в состав интины I. Второй слой интины — гомогенно-фибриллярный — строится при одновременном участии аппарата Гольджи и цистерн ГЭР, отростки которых заходят глубоко в эвагинации плазмалеммы микроспор; предлагается схема совместного функционирования аппарата Гольджи и ГЭР, объясняющая сильно извитой характер пограничного района между плазмалеммой и откладывающейся интиной II. В ходе дальнейшего построения интины II ее внутренний контур выравнивается и появляется третий, более тонкий и светлый слой, который можно рассматривать либо как составную часть интины II, либо как интину III. Вплоть до стадии построения интины II в периферической цитоплазме продолжают наблюдаться агрегаты эндоплазматического ретикулума (ЭР) типа кольчуги, которые в это время, по-видимому, являются источниками мембран для формирования массивов ГЭР, упомянутых выше. Пластиды с необычными выростами ограничивающих мембран участвуют в различного рода мембранных контактах, расходуя, очевидно, запасные полисахариды для построения интины. Наблюдается активная утилизация липидных глобул цитоплазмы. В тапетуме при формировании орбикул происходят процессы, во многом сходные с таковыми в оболочке микроспор: он является источником полленкита (трифины), оседающего на поверхности тектума пыльцевых зерен и в полостях их экзины, придавая, очевидно, липкость, необходимую для пыльцы энтомофильных видов.

Важность исследований развития спородермы вообще, и развития оболочек пыльцевых зерен примитивных покрытосеменных в частности, подчеркнута нами в предыдущем сообщении (Габараева, 1986), в котором изложены результаты исследования развития примэкзины и молодой экзины *Michelia fuscata* (тетрадный и начало свободноспорового периода). В настоящей статье приведены данные по развитию интины этого вида (от средней посттетрадной стадии до зрелых пыльцевых зерен).

Материал и методика

Материал собран и зафиксирован в Батумском ботаническом саду. Фрагменты тычинок бутонов разного возраста *M. fuscata* Blume фиксировали 3 %-ным раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH 7.3) с добавлением сахарозы при комнатной температуре в течение 24 ч с постфиксацией 2 %-ным раствором OsO_4. Зафиксированный материал заливали в эпон

и получали ультратонкие срезы на ультратоме LKB. Контрастированные уранил-ацетатом и цитратом свинца срезы изучали в микроскопе Tesla-BS-500. Полутонкие срезы для светового микроскопа окрашивали толуидиновым синим.

Результаты исследования

Стадия начала отложения интины I. Когда за плазмалеммой появляются первые элементы гранулярной интины I в виде отдельных, неправильной формы электронно-контрастных гранул, над ними еще продолжается достраивание ламеллятной эндэкзины (табл. I, *1*) и некоторое время эти два процесса идут параллельно. Плазмалемма в это время на большем протяжении ровная, но местами образует ломасомы с крупными субъединицами, часто располагающимися в апертурном районе. При анализе периферической цитоплазмы выясняется, что пузырьки, несущие фибриллярный материал различной степени плотности и сходный с веществом гранул за плазмалеммой, являются производными аппарата Гольджи и отчленяются многочисленными в это время диктиосомами (табл. I, *2*); эти пузырьки приближаются к плазмалемме и, причленяясь к ней, включают свое содержимое в оболочку. Возможно, их движение к плазмалемме направляется микротрубочками, встречающимися под плазмалеммой единично и пучками, идущими в различных направлениях (табл. I, *4*).

Убедительны картины, показывающие участие в построении интины I пластид и цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР), причем в наличии имеются все типы возможных мембранных контактов между пластидами и ГЭР и между ними обоими и плазмалеммой. Пластиды на этой стадии часто имеют выросты двумембранной оболочки, которые либо прямо подходят к плазмалемме (см. таблицу-схему), либо их мембраны контактируют сначала с мембранами цистерн ГЭР, а уже ГЭР прилегает к плазмалемме (табл. I, *1*, *2*), или же один конец цистерны ГЭР является оберткой пластиды, а другой контактирует с плазмалеммой (см. таблицу-схему). Пластиды в это время имеют неправильную амебоидную форму, а гранулы в них становятся более светлыми (табл. I, *3*). Встречаемость глобул липидов заметно снижается, хотя некоторые из них по-прежнему видны вблизи плазмалеммы.

Отложение интины происходит и под дистальной складкой, образованной мембраной борозды, не заходя в нее (о складке см.: Габараева, 1986).

В цитоплазме заметны полисомы. Ядерная оболочка ровная, с мелкими расширениями перинуклеарного пространства; ядрышко рыхлое, с полостями.

По краю тапетальных клеток продолжают формироваться орбикулы. Хорошо заметно образование на поверхности орбикул мембраноподобных ламелл, выделяющихся на темном фоне в виде белых линий (табл. I, *6*), причем отложение спорополленина (СП) на мембраноподобных ламеллах в тапетуме (табл. I, *5*) очень сходно с аналогичным процессом при формировании ламелл эндэкзины микроспор, который идет одновременно (начался немного раньше — см. таблицу-схему).

Стадия развернутого построения интины I (стадия вакуолизации). Одноядерная микроспора имеет экзину, структура которой вполне сложилась (табл. II, *1*), под ней — развивающаяся гранулярная интина I. Ядро довольно крупное; ядрышко, состоящее из гранулярного компонента, содержит полости; цитоплазма богата ГЭР и диктиосомами; множество пластид амебоидной формы. Липидные капли немногочисленны; в цитоплазме появляются крупные вакуоли. Идентификация этого гранулярного слоя как относящегося к интине подтверждается его полным отсутствием на срезах ацетолизированных пыльцевых зерен *M. fuscata* (см. рисунок).

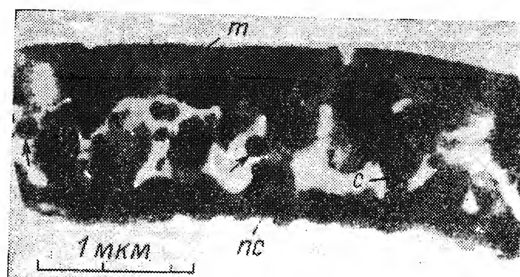
На этой стадии в периферической цитоплазме наблюдаются два типа пузырьков с фибриллярным содержимым, очевидно, участвующих в построении интины I: 1) пузырьки с тонкофибриллярным содержимым — очевидно, пузырьки Гольджи; 2) гораздо более крупные пузырьки, которые содержат более электронно-контрастное вещество в виде гранулы (см. табл. I, *3*). И те, и другие пузырьки наблюдаются в непосредственной близости к плазмалемме, а находящиеся за плазмалеммой глобулы фибриллярного вещества становятся теперь крупнее и темнее первых глобул, а также имеют более правильную сферическую

Клеточные компоненты	Стадии развития				
	дотетрадный период	тетрадный период			
		ранний (начало)	ранний (конец)	средний	поздний
Оболочка микроспоры: внеапертурный район	каллоза				
Оболочка микроспоры: апертурный район	—				
Эндоплазматический ретикулум (ЭР)					
Агрегаты ЭР кольчужного типа	—				
Аппарат Гольджи	—				
Пластиды					
Липидные глобулы					
Тапетум					

Таблица-схема, показывающая постепенное изменение строящейся спородермы *Michelia fuscata*, сопутствующие изменения органелл микроспор и формирование орбикул в тапетуме.

Клеточные компоненты	Стадии развития				
	период свободных микроспор				зрелые пыльцевые зерна
	юные	молодые	средние	поздние	
Оболочка микроспоры: внеапертурный район					
Оболочка микроспоры: апертурный район					
Эндоплазматический ретикулум (ЭР)					
Агрегаты ЭР кольчужного типа				—	
Аппарат Гольджи					
Пластиды					
Липидные глобулы					
Тапетум					

Таблица (*продолжение*).



Общий вид экзины ацетолизированного пыльцевого зерна *Michelia fuscata*.

Стрелками указаны спорополлениновые гранулы между столбиками экзины. *т* — тектум, *пс* — подстилающий слой, *с* — столбик.

форму. Пузырьки Гольджи отчленяются довольно многочисленными диктиосомами, а ГЭР, параллельные цистерны которого лежат вдоль плазмалеммы, отчленяет пузырьки как от краев, так и от средней части цистерн (табл. II, *1*). Следует отметить, что в это время клетка особенно богата ГЭР, который организован различным образом: это и отдельные цистерны, стопки параллельных друг другу и плазмалемме цистерн и замкнутые, концентрически расположенные цистерны ГЭР, занимающие значительную часть объема клетки. В таком концентрически организованном ГЭР образуются значительные локальные расширения цистерн, которые затем отшнуровываются в виде пузырьков с электронно-прозрачным содержимым (табл. II, *2*). Кроме того, в микроспорах находятся агрегаты эндоплазматического ретикулума (ЭР) лабиринтового типа, но не такие упорядоченные, как во время построения эктэкзины, а представляющие собой конгломерат различным образом организованных цистерн: от агрегатов кольчужного типа трубчатых цистерн или пузырьков большого диаметра до расположенных по краю конгломерата обычных цистерн ГЭР. По периферии конгломерата заметны ретикулярные пузырьки с фибриллярным содержимым в виде глобулы. Иногда встречаются небольшие агрегаты ЭР решетчатого типа (табл. I, *3*).

Пластиды, содержащие, видимо, крахмал, часто с отростками, образованными их двумембранной оболочкой (см. таблицу-схему); как и при инициации развития интины I, эти отростки контактируют с цистернами ЭР.

В апертурном районе интина I строится с такой же скоростью, как и в неапертурном. В просвете складки, образованной мембраной борозды, между интиной и экзиной часто видны крупные мембранные пузырьки — результат формирования на предыдущей стадии ломасом — пограничных образований плазмалеммы.

Краевые зоны тапетальных клеток, обращенные в полость пыльника, выделяют орбикулы, которые видны свободными в полости пыльника (табл. II, *3*). Они овально-сферической формы и имеют более темную сердцевину и светло-серую периферическую часть с лопастным краем.

Построение интины II. Второй слой интины значительно отличается от первого, гранулярного своей относительной гомогенностью (табл. III, *2*; IV, *1*). Он состоит из умеренно электронно-контрастного вещества, в толще которого кое-где видны полости с остатками мембран (табл. IV, *1*); при этом внутренняя граница строящейся интины II, выстланная плазмалеммой, сильно извита (табл. III, *2*). Экзина по мере приближения момента созревания пыльцевого зерна становится все менее электронно-контрастной, а в полостях между столбиками и на поверхности тектума видны неоформленные массы осмиофильного вещества — продукты распадающейся тапетальной ткани, оседающие на микроспоры (табл. IV, *1*).

В цитоплазме микроспор много пластид с гранулами крахмала; остается также концентрически организованный ГЭР, но он явно начинает деградировать: в центре мультимембранных сфер ГЭР образуются автолитические вакуоли. Митохондрии теперь с четкими кристами, липидных глобул немного; в цитоплазме много мелких и среднего размера вакуолей.

Основные органеллы, присутствующие в периферической цитоплазме и явно имеющие отношение к построению оболочки на этой стадии, — ГЭР, аппарат Гольджи и пластиды. По-видимому, важная роль принадлежит цистернам ГЭР, часто уложенным в стопки, параллельные друг другу и плазмалемме (см. табл. III, *1*). Сильно извитой внутренний край строящейся оболочки с его глубокими инвагинациями в виде каналов постоянно связан с присутствием в этих каналах (эвагинациях цитоплазмы в оболочку) отростков цистерн ГЭР (табл. III, *2*). Обращает на себя внимание постоянное присутствие около плазмалеммы крахмалосодержащих пластид, обернутых цистернами ГЭР.

Края цистерн ГЭР, лежащих рядом с плазмалеммой, раздуты и содержат тонкофибриллярное вещество (табл. IV, *1*). Между цистернами ГЭР в периферической цитоплазме встречаются также диктиосомы, отчленяющие пузырьки двух типов: мелкие с темным содержимым (табл. III, *3*) и более крупные со светлым содержимым.

Под апертурой толщина слоя интины II такая же, как в неапертурных районах.

Зрелая оболочка пыльцевого зерна. Перед созреванием оболочки пыльцевого зерна в нем обнаруживается третий слой интины — интина III — или же наблюдается слоистость интины II. По структуре этот слой такой же, как и интина II, — состоит из более или менее гомогенного вещества, однако оно светлее вещества предыдущего слоя, примерно вдвое тоньше и в структуре его несколько больше элементов, напоминающих фибриллярные (табл. IV, *2*, *3*). В борозде экзина представлена подстилающим слоем эктэкзины и эндэкзиной, которые образуют дистальную продольную складку, идущую вдоль борозды. Видимо, у зрелой пыльцы этот гребень может расправляться под влиянием увеличения объема пыльцевого зерна (табл. IV, *3*). В неапертурном районе зрелая оболочка пыльцевого зерна состоит из: 1) столбиковой эктэкзины, на поверхности которой кое-где видны осевшие осмиофильные глобулы (табл. IV, *2*) тапетального происхождения; этим же веществом заполнены просветы между столбиками эктэкзины; 2) эндэкзины, ламеллы которой в зрелой оболочке просматриваются не везде, но местами хорошо видны благодаря выделяющимся белым линиям — следам лежащих в их основе мембран (табл. IV, *2*, *3*) трехслойной интины, наружный слой которой — интина I — является гранулярным, а два других — гомогенно-фибриллярными.

Обсуждение результатов

Частичное совпадение во времени заложения слоев ламеллятной эндэкзины и интины, наблюдаемое нами у *M. fuscata*, — явление нередкое и отмечалось ранее различными авторами у *Lilium* (Dickinson, Heslop-Harrison, 1968, 1971) и у *Austrobaileya maculata* (Zavada, 1984). В том случае, когда ламеллы эндэкзины образуются на наружной поверхности плазмалеммы и затем отщепляются от нее в виде пластинок (Dickinson, Heslop-Harrison, 1971), их прохождение сквозь уже частично сформированный фибриллярный слой интины представляется проблематичным и «потребовало» у авторов специальной гипотезы. У *Michelia fuscata*, как мы видели (Габараева, 1986), будущие участки ламелл отшнуровываются от плазмалеммы в виде пузырьков, и уже в некотором отдалении от нее их мембраны разворачиваются, образуя мембранную пластинку. Учитывая, что первые гранулярные элементы интины I не ложатся плотным слоем, а расположены на расстоянии друг от друга в пространстве между плазмалеммой и экзиной, прохождение между ними отчленившихся пузырьков плазмалеммы, участвующих в достраивании ламелл эндэкзины, несложно и не нуждается в специальных объяснениях (см. табл. I, *1*).

В поисках органелл — источников первых элементов интины I — выясняется, что это скорее всего аппарат Гольджи, так как отчленяемые им пузырьки содержат вещество, очень сходное с веществом первых гранул интины I. Активное участие аппарата Гольджи в построении интины отмечают многие авторы (Echlin, Godwin, 1969; Mepham, Lane, 1970; Dickinson, Heslop-Harrison, 1971; Dunbar, 1973; Stone e. a., 1979), причем почти во всех работах подчеркивается присутствие микротрубочек под плазмалеммой в это время и обсуждается их

возможная роль в процессе построения интины. Кроме пузырьков Гольджи, под плазмалеммой у *M. fuscata* видны пучки микротрубочек, идущих в различных направлениях, однако каких-либо свидетельств в пользу их направляющего влияния на пузырьки мы не наблюдали.

Контакт цистерн ГЭР с плазмалеммой сохраняется, что говорит, очевидно, о продолжении синтеза предшественников СП для отложения на ламеллах эндэкзины, завершающей свое образование.

Крайне интересные процессы наблюдаются во внутренней тангенциальной стенке тапетальных клеток при дальнейшем формировании орбикул. Мы не только отмечаем появление мембраноподобных ламелл на поверхности частично сформированных орбикул, заметных в виде белых линий вследствие полимеризации СП на ламеллах и на остальной сферической поверхности орбикул (табл. I, *6*), но иногда являемся свидетелями отложения СП на изолированно возникшие в карманах плазмалеммы ламеллы вне связи с орбикулами (табл. I, *5*). Отметим, что происходит это одновременно с отложением СП на ламеллы эндэкзины микроспор (см. таблицу-схему). Позднее, во время развернутого построения интины I, когда протопласт тапетальных клеток проявляет первые признаки деградации, а орбикулы освобождаются в полость пыльника, их наружная, спорополлениновая часть имеет на срезах лопастную форму, напоминающую инвагинации тектума экзины микроспор. Есть данные, что детерминация специфической формы орбикул, которая часто идентична поверхности экзины пыльцевых зерен данного вида, происходит посредством гликокаликса плазмалеммы тапетума (Rowley, Skvarla, 1974). Следует подчеркнуть, что в связи с оценкой роли тапетума возникает ряд нерешенных вопросов. Подавляющее большинство исследователей свидетельствуют в пользу большой роли, которую играет эта ткань в морфогенезе микроспор. Установлено, что в тапетуме синтез липидных веществ, который приурочен главным образом к тетрадному периоду, сменяется затем синтезом СП (Dickinson, Bell, 1972). Предшественники липидов, видимо, синтезируются ГЭР и выводятся за пределы тапетальных клеток, где они формируют сферически-овальные проорбикулы. Можно считать установленным, что в пыльнике существуют два источника СП: цитоплазма микроспоры и цитоплазма тапетума; СП спорового происхождения откладывается на примэкзину и ламеллы эндэкзины, а СП тапетального происхождения — на экзину после распада тетрад и на проорбикулы и перитапетальную мембрану, если она есть (Dickinson, 1976), т. е. конденсируется либо на липидном субстрате, либо на уже имеющемся тонком слое СП (Dickinson, Bell, 1976). Какие именно органеллы участвуют в синтезе СП в клетках, до конца не ясно, но скорее всего это цистерны ГЭР. Наши результаты полностью согласуются с данными предшествующих исследователей: во время формирования липидных проорбикул в цитоплазме тапетума много цистерн ГЭР, часть которых подходит вплотную к плазмалеммной лунке проорбикулы, а позднее, в начале посттетрадного периода, полость лунки вокруг проорбикулы заполнена мелкогранулярным веществом, а цистерны ГЭР — серым аморфным веществом, видимо, предшественниками СП. Очень ярко выражена синтетическая функция тапетума в начале посттетрадного периода у видов *M. figo* и *Manglietia tenuipes* (наши неопубликованные данные), у которых в это время наблюдаются обширная эргастоплазматическая сеть, заполненная серым аморфным веществом, и отчленяющиеся от нее пузыревидные вместилища, содержащие уже модифицированное, мелкогранулярное вещество. Такие же вместилища видны под плазмалеммой, а также открывающимися в полость пыльника. В конце тетрадного периода ГЭР тапетума, вероятно, секретирует также каллозу, растворяющую каллозные оболочки тетрад (сходную роль ЭР играет при формировании ситовидных пластинок в метафлоэме *Cucurbita pepo* — Arsanto, Coulon, 1975). Важно отметить временну́ю корреляцию, имеющую место у *Michelia fuscata* между процессами, идущими в тапетуме, с одной стороны, и в микроспоре — с другой (Габараева, 1986), а также между процессами ламеллообразования и отложения на них СП в тапетуме и микроспорах на стадии инициации интины I; сходство специфической формы орбикул со скульптурой экзины пыльцевых зерен довершает эту корреляцию. Такой параллелизм особенно ярко показан у сорго (Christensen e. a., 1972) и у *Lilium* (Резникова, 1984); важны факты формирова-

ния орбикул вдоль всех стенок тапетальных клеток (Horner, Lersten, 1971; Dickinson, Bell, 1972; Габараева, 1986). Наблюдающийся параллелизм, а также неполяризованность тапетальных клеток в отношении выделения спорополлениновых структур, свойственная микроспорам, естественно, являются аргументом в пользу вывода о филогенетической общности спорогенной и тапетальной тканей (Christensen e. a., 1972), однако так как функция орбикул до сих пор не ясна, мнению авторов о способности тапетума к формированию орбикул как остаточному явлению противопоставляется точка зрения на эту способность как на эволюционную специализацию (Steer, 1977). Этот сложный и достаточно загадочный вопрос о роли орбикул и зависящие от его решения общие выводы требуют отдельного рассмотрения, здесь же мы ограничимся лишь замечанием, что, безусловно, склоняемся к точке зрения J. Christensen с соавторами (1972).

Во время развернутого построения интины I (стадия вакуолизации микроспор), как видно из результатов исследования, в кортикальной цитоплазме наблюдаются пузырьки двух типов. Не исключено, что пузырьки второго типа — ретикулярного происхождения (они часто наблюдаются вблизи цистерн ЭР), но скорее всего пузырьки обоих типов — продукт диктиосом, поэтому мы считаем, что основной материал гранулярной интины I синтезируется и выделяется за плазмалемму аппаратом Гольджи. Кроме диктиосом, в цитоплазме микроспор постоянно наблюдаются различные агрегаты ЭР. Во-первых, это концентрические агрегаты ГЭР, цистерны которых образуют и отшнуровывают ампуловидные расширения (см. табл. II, *1*). Отсутствие цитохимических данных не позволяет нам с уверенностью говорить о веществах, синтезируемых этими агрегатами ГЭР, однако можно предположить, что это ферменты, возможно, гидролитические, поскольку в обзоре исследований, посвященном биохимии развития стенки пыльцы покрытосеменных, указано, что ферменты, особенно гидролитические, входят в состав интины в течение раннего периода ее построения (Mascarenhas, 1975). Кроме того, есть косвенное доказательство именно этой синтетической функции мультимембранных сфер ГЭР: в дальнейшем развитии микроспор *M. fuscata* в центре этих образований появляется вакуоль, по своей морфологии сходная с гидролитической. О слиянии пузырьков ретикулярного происхождения с образованием гидролитической вакуоли в этот период развития микроспор сообщали ранее другие авторы (Mepham, Lane, 1970). Этим исследователям принадлежит также описание агрегатов ЭР типа кольчуг (искривленный ретикулум, по их терминологии), которые они связывают с пиковым периодом развития интины у *Tradescantia bracteata*. Как было показано нашими исследованиями (Габараева, 1986), агрегаты ЭР типа кольчуг присутствуют в цитоплазме микроспор с самого начала их развития (см. таблицу-схему). Наблюдаются они и во время формирования интины I, причем в разных формах: цистерны типичных кольчуг прямо переходят в стопки параллельно лежащих цистерн ГЭР, а ближе к центру микроспоры наблюдаются картины дегенерации упорядоченной кольчужной структуры с образованием мембранных пузырьков малого и большого диаметров. Очевидно, фрагментом дегенерации кольчужного агрегата ЭР является решетчатовидное образование в периферической цитоплазме. В самом деле, известно, что агрегаты ЭР могут переходить из одной формы в другую (Evert, 1984) и постепенно распадаются с образованием различных простых структур, в частности объемных пузырьков (Eymè, 1967). По нашему мнению, агрегаты ЭР типа кольчуг на стадии построения интины I уже не выполняют синтетической функции, а служат источником мембран для других форм ЭР, находящихся в изобилии в микроспорах на этой и следующей стадиях.

Совсем иначе строится у *Michelia fuscata* второй слой интины. Интина II в отличие от гранулярной интины I обладает аморфно-фибриллярной структурой, а внутренняя поверхность ее имеет лопастной характер вследствие глубоких узких эвагинаций цитоплазмы микроспоры. Такой тип поверхности протопласта микроспоры и откладываемой ею интины встречается нередко (Christensen e. a., 1972; Rowley, Skvarla, 1974; Willemse, Reznikova, 1980; Shoup e. a., 1981) и говорит, очевидно, об активном экспорте веществ через плазмалемму в строющуюся интину. Хотя большинство авторов главную роль в построении

интины отводят аппарату Гольджи, ряд исследователей отмечают либо присутствие цистерн ЭР в непосредственной близости к плазмалемме (Stone e. a., 1979; Shoup e. a., 1981), либо это видно на приводимых ими микрографиях (рис. 4 в работе Rowley, Skvarla, 1974). Определенно сообщают об участии ГЭР в отложении интины *Tradescantia bracteata*: ГЭР передает растворимые предшественники целлюлозы для внеклеточной полимеризации (Mepham, Lane, 1970). Цитохимические данные показывают, что лишенная СП оболочка пыльцевого зерна — интина — состоит главным образом из полисахаридов и белков, в том числе ферментов, гидролитических или ответственных за межвидовую несовместимость (Mascarenhas, 1975). Морфологически интина II *Michelia fuscata* очень сходна с интиной *Canna generalis* (Rowley, Skvarla, 1974), для которой известно, что она представляет собой аморфный матрикс пектинов с немногочисленными погруженными в него микрофибриллами, т. е. поверхность эвагинирующей плазмалеммы и прилежащий к ней слой интины можно рассматривать как гликокаликс, содержащий кислые полисахариды. Из полученных нами результатов ясно одно: в построении интины II определенно наряду с аппаратом Гольджи участвует и ГЭР, причем вклад последнего весьма существен. Можно предположить следующий механизм построения этого слоя оболочки, в результате которого возникает столь сильно извитая поверхность раздела протопласта микроспоры и интины II: в самом начале заложения интины II к поверхности плазмалеммы на некотором расстоянии друг от друга подходят лишенные рибосом отростки цистерн ГЭР. В тех местах, где они контактируют с плазмалеммой, происходит транспорт за плазмалемму (видимо, мономолекулярный) каких-то веществ, синтезируемых в цистернах ГЭР, возможно, ферментов или других белков. В то же время между цистернами ГЭР вблизи плазмалеммы находятся активные диктиосомы, отчленяющие мелкие пузырьки с темным гомогенным содержимым, напоминающим вещество интины II. Очевидно, эти пузырьки причленяются к плазмалемме в местах, не занятых контактирующими с ней отростками цистерн ГЭР. В результате этого длящегося некоторое время процесса между отростками цистерн ГЭР в результате экзоцитоза пузырьков Гольджи формируются локальные массивы отложенного вещества интины II, образующие выступы. В какой-то момент происходит перестройка цистерн ГЭР под плазмалеммой: отход от нее или распад, дающий возможность подойти к плазмалемме новым цистернам ГЭР, образующим контакты своих отростков с ней в других местах, и вышеописанный процесс повторяется вновь (см. табл. III, *2*). В результате все время сохраняется извилистый контур плазмалеммы и мембраны отростков цистерн ГЭР иногда «застревают» в эвагинациях цитоплазмы и оказываются замурованными в интине II в ходе процесса ее дальнейшего отложения (см. табл. IV, *1*). Кстати, такие же картины мембраноограниченных полостей наблюдали и другие авторы (Heslop-Harrison, 1963; Dunbar, 1973). Вероятно, именно эти полости содержат продукты синтеза ГЭР, по-видимому, ферменты.

Против прямой передачи аккумулирующихся в цистернах ЭР веществ в клеточную оболочку обычно приводится ряд возражений, одно из которых — структурное различие мембран ЭР и плазмалеммы. Однако есть данные о прямом участии ЭР в секреции веществ оболочки (Gabara, 1974; Arsanto, Coulon, 1975). Сообщается также о возможном участии ЭР в формировании клеточной оболочки корневого волоска *Trianea bogotensis* (Данилова, Бармичева, 1977), где у секреторных лунок — инвагинаций плазмалеммы — обнаружены два типа секреторных гранул: пузырьки Гольджи и пузыревидные вместилища явно ретикулярного происхождения. Иллюстрации, представленные авторами, во многом напоминают полученные нами по *Michelia fuscata* во время построения интины II. Авторы отмечают, что если возражение о структурном различии мембран ЭР и плазмалеммы убедительно, «. . .когда речь идет о нарастании поверхности плазмалеммы за счет готовых фрагментов мембран, его вряд ли можно принимать в расчет при обсуждении вопроса об участии ЭР в секреции веществ в клеточную стенку» (Данилова, Бармичева, 1977 : 176). Авторы предполагают, что пузырьки Гольджи несут одни вещества, а ЭР — другие, скорее всего — ферменты или гормоны. Именно к такой же интерпретации подводит нас анализ полученных нами результатов по развитию второго слоя интины у *M. fuscata*.

На стадии завершения построения второго слоя интины на поверхности тектума микроспор и в полостях экзины появляется электронно-плотное вещество — очевидно, липидного характера. Это вещество — полленкит — тапетального происхождения и образуется во время деградации протопласта тапетума. Известно, что имеется определенная корреляция между характером отложения полленкита на экзине и принадлежностью данного вида к энтомо- или анемофильным видам (Hesse, 1979). У энтомофильных пыльца обычно очень липкая, и эту особенность придают ей количество и характер распределения полленкита, который является липидно-каротиноидным комплексом. У некоторых видов, например у видов рода *Lilium*, полленкит образует особую толстую, сложно устроенную оболочку на поверхности пыльцевого зерна в постмитотический период, когда остальная часть оболочки вполне сформирована (Willemse, Reznikova, 1980). У *Michelia fuscata* этот покров тапетального происхождения откладывается вначале в виде неоформленных масс на поверхности тектума и в полостях экзины (см. табл. IV, *1*), а в зрелых пыльцевых зернах большей частью присутствует в виде слегка сплюснутых осмиофильных капель, причем число этих капель гораздо выше в области борозды (см. табл. IV, *2*, *3*). В зрелых пыльцевых зернах *M. fuscata* заметен третий, внутренний слой интины, отличающийся от второго меньшей контрастностью и более отчетливо фибриллярный. Является ли он интиной III или же мы наблюдаем концентрическую слоистость интины II, которая кстати описана некоторыми авторами (Rowley, Skvarla, 1974; Stone e. a., 1979), неясно, так как только различия в химическом составе могли бы подтвердить самостоятельность этого слоя как интины III. J. Praglowsky (1974) склонен определять этот внутренний слой у пыльцевых зерен *Magnoliaceae* как интину III.

В апертурном районе имеются все те же слои, что и в неапертурном, за исключением эктэкзины, которая представлена здесь лишь подстилающим слоем; в просветах между столбиками экзины иногда встречаются сферические спорополлениновые гранулы (см. табл. IV, *1*).

Таблица-схема, где сведены данные об изменениях клеточных органелл и включений в течение всего развития микроспор *M. fuscata*, позволяет проанализировать причастность органелл к процессу формирования спородермы. Здесь мы не будем касаться тех выводов, которые относятся к периоду заложения примэкзинового матрикса, уже изложенных нами (Габараева, 1986), а сделаем лишь несколько общих замечаний, относящихся ко всему периоду развития микроспор. Аппарат Гольджи — та органелла, которая является активной на протяжении всего развития спородермы и явно участвует в ее построении на всех стадиях. ЭР также причастен к построению оболочки пыльцевого зерна, причем формы его существования постоянно меняются: если в тетрадный период преобладает агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР), то в посттетрадный — ГЭР; с начала тетрадного периода до стадии микроспор среднего возраста постоянно наблюдаются контакты одиночных цистерн ЭР с плазмалеммой; в среднем и позднем посттетрадном периоде, при активном формировании интины, ГЭР образует массивные скопления в виде стопок параллельных друг другу цистерн, подстилающих плазмалемму, или в виде мультимембранных сфер. Кроме того, вплоть до позднего тетрадного периода наблюдаются своеобразные агрегаты ЭР типа кольчуги, тоже явно причастные к построению оболочки. Обращает на себя внимание значительное изменение пластид: от чашевидных, со стромой, лишенной глобул в дотетрадном и начале тетрадного периода, до овально-сферических, заполненных крахмальными глобулами пластид с ретикулярной оберткой позднего свободноспорового периода. Изменения, происходящие с пластидами, далеко не однозначны: с одной стороны, пластиды накапливают питательные вещества, необходимые зрелому пыльцевому зерну как энергетический резерв при прорастании, с другой — по крайней мере часть пластид определенно тратят накопленные полисахариды для построения интины, о чем свидетельствуют их разнообразные мембранные контакты прямо с плазмалеммой или через цистерны ГЭР, а также образование своеобразных выростов ограничивающих их мембран и контакт этих отростков с ГЭР. В поведении пластид остается много неясного. Из каких внутренних резервов клетки образуются исходные вещества для накопления столь большого

количества полисахаридов в пластидах? Один из возможных и весьма вероятных источников — липидные глобулы, которые не только участвуют в построении примэкзинового матрикса, но и значительно уменьшаются в числе и размерах в посттетрадный период, что может свидетельствовать о перераспределении питательных веществ, происходящем в микроспорах. Количество рибосом, невысокое в начале тетрадного периода — очевидно, вследствие только что закончившегося мейотического просветления цитоплазмы (элиминации большей части рибосом диплоидной материнской клетки пыльцы), затем повышается, а в начале свободноспорового периода почти все они объединены в полисомы, что хорошо согласуется с резким усилением синтетических процессов в связи со скачкообразным увеличением объема микроспор; в период развернутого построения интины I свободных рибосом почти нет: все они сконцентрированы на цистернах ГЭР. Особого внимания заслуживает параллелизм, наблюдающийся в процессах образования спородермы микроспор и орбикул тапетума, причем параллелизм, иногда совсем функционально не оправданный, как, например, заложение ламелл и полимеризация на них СП в инвагинациях плазмалеммы тапетума, «передразнивающее» аналогичные явления при формировании ламелл эндэкзины молодых микроспор.

Выводы

1. Первый слой интины у *Michelia fuscata* гранулярный и начинает развиваться вскоре после инициации формирования ламелл эндэкзины, так что частично их развитие протекает параллельно. Гранулярная интина является редким явлением, ограниченным, возможно, рамками примитивного семейства *Magnoliaceae*. Интина I строится аппаратом Гольджи.

2. Развитие второго слоя интины — аморфно-фибриллярного — сопровождается образованием глубоколопастной внутренней поверхности этого слоя, что вызвано, по всей видимости, весьма своеобразным способом его развития. В построении интины II участвуют ГЭР и аппарат Гольджи. У зрелого пыльцевого зерна поверхность этого слоя выровнена. Вопрос о том, имеется ли у *Michelia fuscata* третий слой интины, или же мы наблюдаем слоистость второго слоя, остается открытым.

3. В построении оболочки пыльцевого зерна участвуют несколько органелл микроспор и цитоплазматические включения:

а) аппарат Гольджи является активным в течение всего цикла развития оболочки; по всей вероятности, он синтезирует и транспортирует мукополисахариды гликокаликса — примэкзинового матрикса в тетрадный период, а в посттетрадный участвует в построении слоев интины;

б) эндоплазматический ретикулум также очень активен в течение развития спородермы, причем в тетрадный период преобладает АЭР, а в свободноспоровый — ГЭР. Постоянно наблюдаются контакты цистерн агранулярного ретикулума с плазмалеммой и везикулярная активность гранулярного ретикулума, участвующего, возможно, в синтезе ферментов для интины, которая, как известно, получает их в процессе развития;

в) малоизвестные ранее для микроспор агрегаты АЭР типа кольчуги, присутствующие в кортикальной цитоплазме в течение почти всего периода развития спородермы, тоже явно участвуют в ее построении;

г) пластиды, вероятно, участвуют в формировании интины, поставляя для нее полисахариды;

д) несомненна также активная утилизация жиров в процессе развития оболочки пыльцевого зерна.

4. Параллелизм, наблюдающийся между процессами, идущими в микроспорах и в тапетальных клетках, причем параллелизм, не всегда функционально оправданный, свидетельствует, видимо, об общности происхождения тапетальной и спорогенной тканей.

ЛИТЕРАТУРА

Габараева Н. И. Развитие экзины *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменением цитоплазматических органелл тетраспор и тапетума. — Бот. журн., 1986, т. 71 № 3, с. 311—322. — *Данилова М. Ф., Бармичева Е. М.* О возможном участии эндоплазматического рети-

кулума в формировании клеточной оболочки растущего корневого волоска *Trianea bogotensis* Karst. (сем. *Hydrocharitaceae*). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 173—177. — *Резникова С. А.* Цитология и физиология развивающегося пыльника. М.: Наука. 1984. 266 с. — *Arsanto J.-P.*, *Coulon J.* Application des méthodes cytochimiques et radioautographiques de détection ultrastructurale des polysaccharides à l'étude de la différenciation des plateaux criblés du métaphloème caulinaire de deux Cucurbitacées voisines (*Ecballium elaterium* R. et *Cucurbita pepo* L.). — C. R. Acad. Sci. Paris, 1975, ser. D, t. 280, N 5, p. 601—604. — *Christensen J. E.*, *Horner H. T.*, *Lersten N. R.* Pollen wall and tapetal orbicular wall development in *Sorghum bicolor* (*Gramineae*). — Amer. J. Bot., 1972, vol. 59, N 1, p. 43—58. — *Dickinson H. G.* The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen. — Pollen et Spores, 1976, vol. 18, N 3, p. 321—334. — *Dickinson H. G.*, *Bell P. R.* The role of the tapetum in the formation of sporopollenin-containing structures during microsporogenesis in *Pinus banksiana*. — Planta, 1972, vol. 107, N 3, p. 205—215. — *Dickinson H. G.*, *Bell P. R.* The changes in the tapetum of *Pinus banksiana* accompanying formation and maturation of the pollen. — An. Bot., 1976, vol. 40, N 169, p. 1101—1109. — *Dickinson H. G.*, *Heslop-Harrison J.* A common mode of deposition of the sporopollenin of sexine and nexine. — Nature (London), 1968, vol. 220, N 5170, p. 926—927. — *Dickinson H. G.*, *Heslop-Harrison J.* The mode of growth of the inner layer of the pollen-grain exine in *Lilium*. — Cytobios, 1971, vol. 4, p. 233—243. — *Dunbar A.* Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (*Cyperaceae*). I. Ultrastructure and ontogeny. — Bot. Not., 1973, vol. 126, N 2, p. 197—254. — *Echlin P.*, *Godwin H.* The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus*. III. The formation of the pollen grain wall. — J. Cell Sci., 1969, vol. 5, N 2, p. 459—477. — *Evert R. F.* Comparative structure of phloem. — In: Contemporary problems in plant anatomy, 1984, p. 145—234. — *Eymè J.* Nouvelles observations sur l'infrastructure de tissus nectarigènes floraux. — Botaniste, 1967, t. 50, N 1—6, p. 169—184. — *Gabara B.* A possible role for the endoplasmic reticulum in exine formation. — Grana, 1974, vol. 14, N 1, p. 16—22. — *Guédès M.* Exine stratification, ectexine structure and angiosperm evolution. — Grana, 1982, vol. 21, N 3, p. 161—170. — *Heslop-Harrison J.* An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula*. — Grana Palynol., 1963, vol. 4, N 1, p. 7—24. — *Hesse M.* Ultrastruktur und Verteilung des Pollenkitts in der insectenund windblütigen Gattung *Acer* (*Aceraceae*). — Plant Syst. and Evol., 1979, vol. 131, N 3—4, p. 277—289. — *Horner H. T.*, *Lersten N. R.* Microsporogenesis in *Citrus limon* (*Rutaceae*). — Amer. J. Bot., 1971, vol. 58, N 1, p. 72—79. — *Mascarenhas J. P.* The biochemistry of angiosperm pollen development. — Bot. Rev., 1975, vol. 41, N 3, p. 259—314. — *Mepham R. H.*, *Lane G. R.* Observations on the fine structure of developing microspores of *Tradescantia bracteata*. — Protoplasma, 1970, vol. 70, N 1, p. 1—20. — *Praglowsky J.* World pollen and spore flora. 3. *Magnoliaceae* Juss. Stockholm, 1974. 45 p. — *Rowley J. R.*, *Skvarla J. J.* Origin of the inner intine in pollen of *Canna*. — 32nd An. Proc. Electron Microscopy Soc. Amer., St. Lous, Missouri, 1974. — *Shoup J. K.*, *Overton J.*, *Ruddat M.* Ultrastructure and development of the nexine and intine in pollen wall of *Silene alba*. — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, N 8, p. 1090—1095. — *Steer M. W.* Differentiation of the tapetum in *Avena*. II. The endoplasmic reticulum and Golgi apparatus. — J. Cell Sci., 1977, vol. 28, p. 71—86. — *Stone D. E.*, *Sellers S. C.*, *Kress W. J.* Ontogeny of exineless pollen in *Heliconia*, a banana relative. — An. Missouri Bot. Gard., 1979, vol. 66, N 4, p. 701—730. — *Vasil I. K.*, *Aldrich H. C.* A histochemical and ultrastructural study of the ontogeny and differentiation of pollen in *Podocarpus macrophyllus* D. Don. — Protoplasma, 1970, vol. 71, N 1—2, p. 1—37. — *Willemse M. T. M.*, *Reznikova S. A.* Formation of pollen in the anther of *Lilium*. I. Development of the pollen wall. — Acta Bot. Neerl., 1980, vol. 29, N 2—3, p. 127—140. — *Zavada M.* Pollen wall development of *Austrobaileya maculata*. — Bot. Gaz., 1984, vol. 145, N 1, p. 11—21.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 26 II 1985.

SUMMARY

The development of intine in *Michelia fuscata* is investigated following the corresponding investigation of exine (Gabarayeva, 1986). The first layer of intine is granular, and it is formed soon after the initiation of development of endexine lamellaes, so that their formation proceeds partly simultaneously. The granular intine is an uncommon phenomenon, and naturally the mode of its building is of great interest. The spherical granules of intine I are ptoducts of synthesis of the Golgi apparatus and are excreted by exocytosis. At the same time multimembraneous spheres of RER are observed in the cytoplasm, which budd off the large electron-transparent ampullalike vesicles. It is suggested that RER excretes hydrolytic enzymes, which are incorporated in intine I.

The development of the second layer of intine — amorphous-fibrillar — is accompanied by the formation of a deeply-lobed inner surface of this layer; this is likely to be the result of very peculiar mode of its development: the co-ordinate function of the Golgi apparatus and RER. The mature pollen grains have the smooth surface of intine II. The question whether *M. fuscata* has the third layer of intine (intine III), or this is a lamination of intine II is unclear.

Up to the stage of development of intine II the aggregates of ER en cotte de mailles continue to be observed in the cytoplasm, which seems to be the sources of membranes for the formation of amassment of RER. Plastids with unusual branches of their envelope membranes take part in various membrane contacts, evidently spending their storage polysaccharides for the building of intine. Some plastids, however, continue to store starch. The active utilization of cytoplasmic lipid globules is observed.

Tapetum is the source of pollenkitt (triphine), precipitating on the surface of pollen grain tectum and in cavities of its exine, providing evidently the stickness, which is necessary for the pollen of entomophilous species. It is important to emphasize the parallelism observed between some processes in microspores and in tapetal cells, the one which is far not always functionally acquitted, and this likely testifies the common origin of tapetal and sporogenous tissues.

УДК 581.9 : 631.626.5

В. Ю. Нешатаев

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТРАВЯНО-СФАГНОВЫХ СОСНЯКОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ОСУШЕНИЯ

NESCHATAYEV V. Yu. THE CHANGES OF THE VEGETATION IN GRASS BOG MOSS PINE FORESTS UNDER THE INFLUENCE OF DRAINAGE

Исследование сообществ, возникающих после осушения травяно-сфагновых сосняков, позволило отнести их к 6 ассоциациям. С помощью полярной ординации и информационно-логического метода установлена относительная последовательность ассоциаций в ходе сукцессии и определена ее скорость. Градиентный анализ с использованием шкал Раменского дал возможность установить степень евтрофизации и мезофитизации экотопов, наблюдающуюся в ходе сукцессии. С помощью регрессионного анализа определена скорость изменения факторов экотопа. Заключительной стадией сукцессии являются сообщества, близкие к ельникам-кисличникам.

Сукцессии, происходящие при осушении болот и заболоченных лесов, получившие название сукцессий осушения или постмелиоративных сукцессий, давно привлекли внимание отечественных фитоценологов. В этой статье мы рассмотрим сукцессии осушения в травяно-сфагновых сосняках, относимых нами вслед за Л. П. Рысиным (1975) к особой группе ассоциаций Pineta herboso-sphagnosa. По данным последнего лесоустройства (1980—1983 гг.), неосушенные спелые и перестойные травяно-сфагновые сосняки занимают в Гослесфонде Ленинградской обл. 10.4 тыс. га, а осушенные травяно-сфагновые сосняки, находящиеся на стадии сукцессии, близкой к исходному состоянию, — 2.5 тыс. га. Таким образом, травяно-сфагновые сосняки являются важным объектом гидролесомелиорации.

Сообщества, возникающие в результате осушения травяно-сфагновых сосняков и близких к ним сообществ, кратко охарактеризованы для Карелии (Юрковская, 1963), Литвы (Капустинкайте, 1978), Архангельской обл. (Артемьев и др., 1982) и Украинского Полесья (Балашев и др., 1982). Сукцессии осушения в условиях Финляндии изучал Yu. Sarasto (1957). А. А. Аболинь и К. К. Буш подробно охарактеризовали леса Латвии на давно и интенсивно осушенных торфах, рассмотрели основные закономерности сукцессий осушения (Буш, Аболинь, 1968; Буш, 1970). Общие закономерности сукцессий осушения в условиях Эстонии прослежены E. Lõhmus (1981). Подробная характеристика сосняков на осушенных переходных торфах для Эстонии приведена V. Hainla (1957). Представляет интерес работа С. Я. Соколова (1926), в которой приведены описания сообществ, возникших в результате осушения травяно-сфагновых сосняков болота Суланда в Лисинском учебно-опытном лесхозе Ленинградской обл. Интересные сведения об изменении растительности травяно-сфагновых сосняков в условиях Ленинградской обл. содержатся в работе «Осушение. . .» (1983). Анализ литературы показывает, что сукцессии осушения в травяно-сфагновых сосняках изучены недостаточно; практически отсутствует классификация серийных сообществ, не установлена последовательность стадий сукцессий, оценки скорости сукцессий большей частью носят интуитивный характер.

В нашей работе мы попытались выяснить основные особенности сукцессий, происходящих в результате осушения травяно-сфагновых сосняков.

Объекты и методика геоботанических описаний

В основу работы положены 15 описаний неосушенных травяно-сфагновых сосняков и 33 описания[1] сообществ, возникших на месте таких же сосняков, под влиянием осушения в течение 18—134 лет. Все описания сделаны в Ленинградской обл., в пределах подзоны южной тайги. Обобщенное описание неосушенных Pineta herboso-sphagnosa, составленное по данным 15 конкретных геоботанических описаний, а также одно конкретное описание сообщества этой группы приведены в табл. 1. Три описания, в том числе № 19 (табл. 1), выполнены на осушенном в 40-е годы XIX в. болоте Суланда. Остальные описания сделаны в Сиверском лесхозе. Описания № 6, 7, 15 (табл. 1) выполнены на постоянных пробных площадях ЛенНИИЛХ с соответствующими № 7, 17, 19; данные об их исходном состоянии, соответствующем типу леса сосняк травяно-сфагновый, опубликованы («Осушение. . .», 1983). Состояние растительности до осушения при отсутствии прямых данных устанавливали с помощью косвенных методов (Александрова, 1964): изучали реликтовые и инициальные виды, анализировали экологические ряды на трансекте канал—межканальное пространство и характер хода роста древостоев до осушения. Характерными экологическими реликтами, по которым может быть выявлено происхождение осушенных сообществ от травяно-сфагновых сосняков, являются их дифференциальные виды, отмеченные в табл. 1 как дифференциальные виды нулевой стадии осушения. Состояние сообщества до осушения часто можно определить по растительности межканального пространства, где уровень грунтовых вод выше и сукцессия идет медленнее. В сомнительных случаях привлекали данные анализа ботанического состава верхних слоев торфа, обращая особое внимание на растительные остатки дифференциальных видов травяно-сфагновых сосняков. В обработку не включены сообщества с обильной *Eriophorum vaginatum*,[2] с большим количеством ее остатков в торфе, а также сообщества с обильными кустарничками. При наличии характерных реликтов травяно-сфагновых сосняков можно считать, что они произошли от более олиготрофных, чем типичные травяно-сфагновые сосняки сообществ, относимых нами к Pinetum caricoso-eriophorosum (Нешатаев В., 1985). Не были включены в обработку также и сообщества с высокой встречаемостью реликтовых видов низинных лесных болот: *Alnus glutinosa*, *Filipendula ulmaria*, *Caltha palustris*, *Cirsium oleraceum* и др.

Пробные площади размером 0.2—0.5 га располагали на разном удалении от каналов, длинной стороной параллельно каналу. На пробных площадях для каждого элемента леса по 5—7 модельным деревьям определяли возраст, высоту и диаметр, по 3—5 замерам полнотомером Биттерлиха находили сумму площадей сечений. Кроме того, для выяснения давности осушения, характера древостоя до осушения и «бонитета лесорастительных условий после осушения» по методу ЛенНИИЛХ (Рубцов, Книзе, 1981) по 5—10 модельным деревьям устанавливали среднюю высоту древостоя до осушения и число годичных колец с повышенным приростом. Нижние ярусы описывали с помощью сеточки Л. Г. Раменского в 20—25 точках с последующим вычислением среднего проективного покрытия по видам и ярусам.

Методика обработки геоботанических описаний

Обработка собранного материала включала классификацию сообществ, возникших после осушения травяно-сфагновых сосняков, и математический анализ сукцессий с целью установления наиболее вероятной последовательности ассоциаций в сукцессионных рядах, выяснения скорости сукцессии и описания изменений экотопа в ходе сукцессий.

---

[1] Автор выражает искреннюю признательность И. В. Коноваловой и В. Н. Федорчуку, принимавшим участие в сборе материала и его обработке.

[2] Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1981), сфагновых мхов — по Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968), прочих мохообразных — по А. Л. Абрамовой с соавторами (1961), лишайников — по «Определителю. . .» (1978).

ТАБЛИЦА 1

Описания неосушенных травяно-сфагновых сосняков (№ 1 — обобщенное описание, № 2 — конкретное описание) и сообществ, возникших после осушения таких же сосняков (№ 3—20)

	Синтаксоны																			
	Pineta herboso-sphagnosa		Pinetum pleurozioso-phragmitosum		Pinetum phragmitoso-myrtillosum				Pinetum dryopterioso-polytrichosum				Pinetum rubosum		Pinetum oxalidoso-turfosum				Piceetum caricoso-oxalidosum	
	№ стадии сукцессии																			
	0		1		2				3				4		5				6	
	№ описания																			
	1	2	3*	4	5*	6	7	8	9*	10	11	12	13	14*	15	16	17	18	19*	20
Древесный ярус																				
Бонитет, классы	IV—Va	V	V	V	I	I	I	II	Ia	I	I	III	Ia	I	II	I	I	I	I	II
Возраст, классы	3—7	6	7	7	3	4	4	4	4	4	5	4	3	4	5	6	5	6	4	7
Полнота, баллы	7—8	8	8	9	9	8	8	8	8	8	9	9	7	8	8	8	9	8	9	9
Состав по запасу, баллы																				
Pinus sylvestris	V, 8	8	9	8	9	9	9	9	9	9	9	8	8	7	8	8	8	8	7	7
Picea abies	I, 2	—	—	*r*	—	+	+	+	1	2	4	6	—	4	5	5	5	5	7	7
Betula pubescens	V, 6	7	5	7	1	3	4	6	4	5	6	6	7	7	6	6	6	6	5	4
Сомкнутость подроста, баллы																				
Pinus sylvestris	V, 3	4	+	—	—	—	—	—	—	*r*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Picea abies	V, 2	1	2	3	1	4	5	1	6	1	1	6	1	6	6	+	6	2	4	5
Betula sp. sp.	V, 3	2	6	4	3	+	+	+	6	6	6	1	+	+	+	*r*	*r*	*r*	*r*	—
Sorbus aucuparia (3, 4)	—	—	—	—	—	—	—	*r*	+	—	*r*	*r*	—	—	+	*r*	+	+	+	+
Padus avium	—	—	—	—	—	—	—	*r*	—	—	—	—	—	—	*r*	+	—	*r*	—	—
Кустарниковый ярус	0—5	+	+	+	+	+	+	1	+	+	*r*	—	—	+	+	+	+	+	+	+
Salix cinerea	IV, 1	—	—	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—	+	+	+	+	—	—	—
S. myrtilloides (0—3)	III, 1	+	+	+	*r*	—	—	*r*	—	*r*	*r*	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Frangula alnus (1—4)	—	—	*r*	*r*	—	—	+	+	+	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+
Травяно-кустарничковый ярус	6—7	7	7	7	5	6	6	5	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	6
Menyanthes trifoliata (0—1)	III, 4	6	*r*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Comarum palustre (0—1)	III, 3	4	—	*r*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carex rostrata (0—1)	II, 2	4	—	*r*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

	Синтаксоны																			
	Pineta herboso-sphagnosa		Pinetum pleurozioso-phragmitosum		Pinetum phragmitoso-myrtillosum				Pinetum dryopterioso-polytrichosum				Pinetum rubosum		Pinetum oxalidoso-turfosum				Piceetum caricoso-oxalidosum	
	№ стадии сукцессии																			
	0		1		2				3				4		5				6	
	№ описания																			
	1	2	3*	4	5*	6	7	8	9*	10	11	12	13	14*	15	16	17	18	19*	20
Equisetum palustre (0—1)	II, +	r	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dactylorhiza maculata (0—1)	III, r	r	r	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum (0—3)	V, 2	+	3	3	+	2	r	+	r	1	+	—	r	1	r	—	—	2	r	—
Chamaedaphne calyculata (0—3)	III, 1	r	2	r	+	+	+	r	—	—	4	—	r	—	—	—	—	—	—	—
Oxycoccus palustris (0—3)	V, 2	4	2	+	r	r	r	+	+	+	1	—	r	—	—	—	—	—	—	—
Andromeda polifolia (0—3)	IV, 1	—	—	—	r	r	r	r	—	—	r	—	r	—	—	—	+	—	—	—
Ledum palustre (0—3)	II, r	—	1	—	r	+	—	—	—	—	—	—	r	—	—	—	—	—	—	—
Calluna vulgaris (0—3)	I, r	—	—	—	r	r	r	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eriophorum vaginatum (0—3)	V, 3	+	2	—	1	r	r	+	+	r	3	—	r	2	—	—	—	—	—	—
Phragmites australis (0—3)	III, 4	6	4	3	r	r	1	r	r	1	1	1	—	r	2	1	—	—	—	—
Carex lasiocarpa (0—3)	IV, 4	5	+	+	r	—	—	r	r	3	1	1	+	—	2	—	+	—	—	—
C. globularis (0—3)	III, r	r	—	—	r	1	r	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	r	—	—
Eriophorum polystachyon (0—3)	I, r	r	r	—	r	—	—	—	—	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Calamagrostis canescens (0—3)	I, 4	—	—	—	—	—	r	—	—	1	—	—	—	—	—	—	2	r	—	r
C. langsdorffii (0—3)	I, r	r	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r	r	=	—	—	—	—	—	—
Equisetum fluviatile (0—3)	I, +	r	—	—	—	—	—	—	—	—	r	—	—	—	—	—	—	r	—	—
Peucedanum palustre (0—3)	I, r	—	—	1	—	—	—	—	—	r	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium myrtillus	III, 1	r	2	r	2	5	4	3	3	3	3	3	r	—	r	r	4	2	3	1
V. vitis-idaea	IV, 1	—	—	—	5	4	1	4	1	+	1	+	1	3	4	r	3	1	1	+
Melampyrum pratense	III, 1	1	4	2	r	+	+	1	1	1	2	—	r	r	2	r	1	1	—	—
Chamerion angustifolium (1—6)	—	—	r	r	r	r	1	1	4	4	1	+	2	4	2	+	1	—	r	—
Dryopteris carthusiana (1—6)	—	—	r	r	r	r	4	4	5	1	3	4	4	—	5	6	—	4	3	2
D. austriaca (1—6)	—	—	r	r	—	—	—	r	r	3	+	4	5	1	1	1	6	—	2	6
Luzula pilosa (1—6)	—	—	+	r	—	r	r	r	1	2	2	—	—	4	r	+	1	+	r	—
Trientalis europaea (1—6)	—	—	r	4	—	r	r	+	1	1	1	1	1	r	+	r	r	+	+	1
Solidago virgaurea (1—6)	—	—	r	r	—	—	—	r	—	—	—	—	1	—	r	—	1	r	—	—
Equisetum sylvaticum (1—6)	—	—	—	r	—	—	—	r	4	—	r	4	—	1	1	—	—	—	—	r
Lycopodium annotinum (1—6)	—	—	—	—	—	r	—	r	—	—	4	—	—	—	—	r	1	1	—	1
Orthilia secunda (1—6)	—	—	—	r	—	r	—	—	—	—	—	1	r	—	2	—	—	—	—	—
Agrostis tenuis (1—6)	—	—	r	—	—	r	r	—	—	2	—	—	—	—	—	r	—	r	—	—
Deschampsia caespitosa (1—6)	—	—	—	r	—	r	r	r	—	—	—	—	3	—	—	r	—	—	r	r
Rubus idaeus (2—6)	—	—	—	r	—	r	2	1	4	1	1	4	7	5	6	4	5	4	4	1

Moehringia trinervia (2—6)	—	—	—	—	—	—	r	r	r	1	1	—	1	2	r	+	r	r	r	—
Carex canescens (2—6)	—	—	—	—	r	—	1	r	r	2	1	—	r	—	r	—	1	—	r	r
Calamagrostis arundinacea (2—6) . . .	—	—	—	—	r	—	r	—	r	—	2	—	—	—	—	r	—	r	r	—
Lerchenfeldia flexuosa (2—6)	—	—	—	—	—	r	r	r	+	—	—	1	—	—	2	r	1	r	r	r
Athyrium filix-femina (2—6)	—	—	—	—	—	r	—	—	—	1	—	2	—	—	—	+	+	—	—	+
Circaea alpina (2—6)	—	—	—	—	—	—	r	r	—	2	—	3	—	r	r	1	+	r	—	—
Stellaria graminea (2—6)	—	—	—	—	—	—	1	1	r	—	—	—	—	—	—	—	—	r	—	r
Oxalis acetosella (3—6)	—	—	—	—	—	—	—	—	5	4	4	5	—	r	5	6	6	6	7	5
Maianthemum bifolium (3—6)	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	r	2	2	r	—	r	r	3
Milium effusum (3—6)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	4	2	r	r	—	r	r	r
Gymnocarpium dryopteris (3—6)	—	—	—	r	—	—	—	—	—	—	2	—	r	—	—	+	1	—	r	—
Galium triflorum (3—6)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r	r	r	1	r	—	—	—	r
Stellaria nemorum (4—6)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	2	r	—	r
Fragaria vesca (4—6)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r	—	—	—	—	r	—
Veronica officinalis (4—6)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r	2	—	—	—	—	—
Galeopsis bifida (5, 6)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r	—	r	—	—
Paris quadrifolia (5, 6)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	r	r	—	—	—	r
Моховой ярус	9	9	8	5	9	8	8	7	7	7	7	7	6	6	9	5	6	7	6	6
Pleurozium schreberi	IV, 2	2	1	1	3	4	4	4	4	2	2	2	2	3	5	2	2	5	5	2
Dicranum polysetum	III, +	+	2	+	6	2	4	3	4	1	6	—	1	5	4	4	5	2	+	2
D. scoparium	I, r	—	r	r	—	—	1	+	—	—	—	—	—	1	2	r	—	1	2	—
D. majus	I, r	—	—	—	r	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Polytrichum commune	IV, 1	+	+	+	5	4	5	3	5	6	5	5	6	3	6	r	—	5	r	r
P. strictum	IV, r	r	r	r	—	—	—	r	—	4	2	—	r	3	—	r	r	—	—	—
Aulacomnium palustre	III, r	r	r	r	1	r	r	1	1	—	—	—	—	—	r	—	+	—	—	—
Sphagnum magellanicum	V, 6	5	1	—	7	5	7	7	—	+	5	—	r	—	2	—	1	r	r	r
S. angustifolium (0—3)	III, 7	9	7	5	6	1	4	—	4	4	5	7	3	1	5	—	—	—	—	r
S. fallax (0—3)	III, 8	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. nemoreum	I, 5	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
S. girgensohnii	I, 5	—	—	—	—	1	6	6	—	2	—	1	—	—	—	—	—	r	r	1
Brachythecium sp. sp. (2—6)	—	—	2	—	—	—	1	r	3	2	2	+	—	4	5	3	5	5	4	4
Hylocomium splendens (2—6)	—	—	—	r	r	r	r	r	—	—	r	—	—	r	r	—	+	+	+	3
Atrichum undulatum (5, 6)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	r	r	r

Примечание. Встретились в двух описаниях: *Salix caprea* — № 5, 15 : +; *Sambucus racemosa* — № 12, 18 : +; *Cirsium oleraceum* — № 4, 16 : 1; *Epilobium montanum* — № 4, 7 : r, *Goodyera repens* — № 15, 19 : r; *Lysimachia vulgaris* — № 1 : I, 0—1; № 12 : 3; *Naumburgia thyrsiflora* — № 4 : r, № 20 : r; *Carex vaginata* — № 8 : 4, № 20 : r; *Viola palustris* — № 15 : 1; № 17 : r; ***Pohlia nutans*** — № 3 : r; № 20 : r; *Ptilium crista-castrensis* — № 3, 17 : r; *Cladina arbuscula* — № 1 : I, 0—2; № 3 : r ; *C. rangiferina* — № 1 : I, 0—1; № 2 : r; встретились в одном описании: *Populus tremula* (подрост) — № 10 : r; *Querqus robur* (подрост) № 18 : r; *Angelica sylvestris* — № 4 : 4; *Cirsium palustre* — № 4 : r; *Hieracium umbellatum* — № 3 : r; *Linnaea borealis* — № 19 : r; *Potentilla erecta* — № 15 : 2; *Rubus saxatilis* — № 4 : r; *Tussilago farfara* — № 4 : r; *Viola epipsila* — № 4 : r; *Galium odoratum* — № 14 : r; *Pyrola rotundifolia* — № 14 : r; *Dicranum congestum* — № 6 : r; *Plagiothecium sylvaticum* — № 3 : r; *Cetraria islandica* — № 3 : r; *Peltigera aphthosa* — № 3 : r. Классы возраста имеют интервалы, равные 20 годам. Полнота определена по стандартной таблице ЦНИИЛХ. В описании № 1 римскими цифрами указаны константность видов в классах с равными 20 % интервалами, арабскими — амплитуда или медианное значение признаков. Для нижних ярусов и входящих в них видов приведено проективное покрытие в баллах. Для обозначения полноты, состава по запасу, сомкнутости и проективного покрытия использована шкала Я. Оксанена со следующими верхними значениями баллов (в %): r — 0.2, + —0.4, 1 — 0.8, 2 — 1.6, 3 — 3.1, 4 — 6.3, 5 — 12.5, 6 — 25, 7 — 50, 8 — 75, 9 — 100. В скобках при названиях видов указаны стадии сукцессии, для которых они являются дифференциальными. Номера описаний — номенклатурных типов для вновь выделенных ассоциаций — отмечены звездочкой.

Классификация. Принципы и методы классификации, а также номенклатурные правила, которых мы придерживаемся, изложены нами ранее (Нешатаев В., 1985). При выделении ассоциаций мы учитываем 2 основных признака сообществ: 1) видовой и экобиоморфологический состав доминантов; 2) динамические потенции сообществ, т. е. характер реакции сообществ на внешние воздействия (рубки, осушение, заболачивание и т. п.) и характер эндогенных смен. В ходе сукцессий осушения наблюдается конвергенция осушенных лесов с лесными сообществами по суходолу (Соколов, 1926; Буш, Аболинь, 1968, и др.), затрагивающая не только фитоценоз, но и характер гумусообразования (Чертов, 1981). Леса на давно и интенсивно осушенных торфах без учета динамических потенций по физиономическим или флористическим критериям могли бы быть объединены с их аналогами на суходолах. Учитывая данные P. Kollist (1957), показавшего, что на осушенных переходных торфах после рубки преобладает возобновление *Betula pubescens*, и зная, что на дренированных минеральных почвах южной тайги эта порода практически не встречается, мы относим сообщества на давно и интенсивно осушенных переходных торфах, в которых участвует *B. pubescens* и их аналоги на суходолах, к разным ассоциациям.

Математический анализ сукцессий. Для установления относительной последовательности ассоциаций в постмелиоративных сукцессионных рядах мы применили разновидность метода полярной ординации висконсинской школы (см.: Миркин, Розенберг, 1978). В отличие от традиционного подхода, когда описания ординируются в двух осях, мы использовали одну ось, а объектами ординации явились усредненные описания синтаксонов. В усредненное описание включали среднее по синтаксону число видов с наибольшими средними проективными покрытиями. Фитоценотические дистанции между описаниями определяли как разность между единицей и коэффициентом Чекановского, рассчитанного для пары синтаксонов с учетом средних проективных покрытий видов в процентах (см.: Миркин, Розенберг, 1978). В анализ было включено также и обобщенное описание травяно-сфагновых сосняков (см. табл. 1). В качестве оси ординации выбирали ось наибольшей фитоценотической дистанции.

Связь ассоциаций с давностью осушения для сообществ 50-метровой приканавной полосы (24 описания) устанавливали с помощью информационно-логического анализа по методу Ю. Г. Пузаченко и А. В. Мошкина (1969), алгоритм которого изложен также Ю. Н. Нешатаевым и В. Ю. Нешатаевой (1985). Информационно-логический анализ позволяет количественно охарактеризовать связь какого-либо явления (в нашем случае ассоциаций) с заданными градациями факторов (в нашем случае с градациями давности осушения).

Для выявления характера изменений условий местообитания в ходе сукцессий осушения провели ординацию описаний в осях богатства (БЗ) и увлажнения (У) почв методом ограничений по Раменскому с соавторами (1956), данные которой учитывали также при выделении синтаксонов. Для проверки рабочей гипотезы о том, что в ходе сукцессий осушения происходят мезофитизация и евтрофизация экотопов, применили регрессионный анализ связи БЗ и У с давностью осушения. Мы опробовали 3 вида функций: прямолинейная, мономолекулярная и логистическая. Подбор коэффициентов к уравнениям проводили с помощью метода наименьших квадратов, предварительно приводя логистические и мономолекулярные уравнения к прямолинейному виду путем логарифмирования (см.: Плохинский, 1970). Для проверки адекватности регрессионных уравнений эмпирическим данным использовали коэффициент корреляции R и величину средней относительной ошибки S, определяемой по следующей формуле

$$S=\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}\left|(y_i-\bar{y}_i)/\bar{y}_i\right|\cdot 100, \qquad (1)$$

где y_i и $\bar{y}_i$ — реальное и теоретическое значения моделируемого параметра; n — число точек, по которым строится уравнение.

Классификация серийных сообществ

На основании собранного материала, а также 20 описаний, опубликованных другими авторами, сообщества, возникшие после осушения травяно-сфагновых сосняков, мы отнесли к 2 формациям и 6 ассоциациям (см. табл. 1).

Ассоциация 1. Pinetum pleurozioso-phragmitosum. Сосняк тростниковый осушенный. Выделен по 19 описаниям, в том числе 15 описаний V. Hainla (1957). Травяно-кустарничковый ярус разреженный, в нем доминирует *Phragmites australis* (3—20 %)[3] и болотные кустарнички, присутствуют реликтовые виды травяно-сфагновых сосняков. Характерно наличие большой группы видов, появляющихся после осушения (см. табл. 1, дифференциальные виды 1—6-й стадий). В моховом ярусе господство сохраняют *Sphagnum* sp. sp. (10—50 %), однако их обилие и жизненность заметно снижены по сравнению с неосушенными сообществами. Мезофильные лесные мхи также малообильны.

Ассоциация 2. Pinetum phragmitoso-myrtillosum. Сосняк тростниково-черничный. Выделен по 4 описаниям. Доминанты нижних ярусов: *Vaccinium myrtillus* (1—10 %), *V. vitis-idaea* (0.5—10 %), *Sphagnum* sp. sp. (25—50 %). Ассоциация характеризуется присутствием реликтовых видов травяно-сфагновых сосняков, повышенным приростом древостоев, тенденцией к смене более мезофильными сообществами. Для травяно-кустарничкового яруса характерно присутствие инициальных видов, встречающихся в предыдущей ассоциации, а также ряда новых инициальных видов (см. табл. 1, дифференциальные виды 2—6-й стадий).

Ассоциация 3. Pinetum dryopterioso(carthusianii)-polytrichosum. Сосняк папоротниково-долгомошный. Выделен по 10 описаниям, в том числе 3 описания Hainla (1957). Травяно-кустарничковый ярус полидоминантный: *Dryopteris carthusiana* (0.5—10), *D. austriaca* (*r*—6), *Chamerion angustifolium* (+—6), *Rubus idaeus* (0.5—6), *Oxalis acetosella* (5—10); в моховом ярусе обилен *Polytrichum commune*, встречаются *Sphagnum* sp. sp. От остальных долгомошников отличается тенденцией к смене зеленомошными сосняками, присутствием реликтовых видов травяно-сфагновых сосняков. Для видового состава сообществ ассоциации характерно снижение роли реликтовых видов травяно-сфагновых сосняков и появление нескольких новых видов (см. табл. 1, дифференциальные виды 3—6-й стадий).

Ассоциация 4. Pinetum rubosum. Сосняк малиновый. Выделен по 7 описаниям. Древостои полнотой 0.5—0.6, часто со значительным участием березы. Основной доминант нижних ярусов *Rubus idaeus* (10—50). Обилие этого вида обусловлено достаточно высоким богатством почв и благоприятным световым режимом под древесным пологом невысокой сомкнутости. В моховом ярусе встречаются как мезофильные мхи, так и *Polytrichum* sp. sp., *Sphagnum* sp. sp. По видовому составу сообщества ассоциации занимают промежуточное положение между сосняками папоротниково-долгомошными и сосняками кисличными на торфах. Сосняки на осушенных торфах с обильной малиной отмечены Л. С. Балашевым и др. (1982 : 165) в Украинском Полесье, где они возникают также после осушения травяно-сфагновых сосняков.

Ассоциация 5. Pinetum oxalidoso-turfosum. Сосняк кисличный на торфах. Впервые выделен и описан С. Я. Соколовым (1926) в качестве субассоциации ассоциации Pinetum turfosum. Выделяемый И. И. Шишковым и И. Е. Докудовским (1963) для Лисинского лесничества сосняк кислично-папоротниковый много шире по своему объему и включает, кроме P. oxalidoso-turfosum, сосняки на низинных торфах, формирующиеся в результате осушения лесов травяно-таволжной серии. Выделяемый В. Н. Федорчуком с соавторами (1981) тип леса сосняк кислично-папоротниковый, осушенный на перегнойно-торфяных почвах, также несколько шире по объему, чем ассоциация 5, и включает, кроме нее, сосняки малиновые. К P. oxalidoso-turfosum мы относим описание сосняка чернично-кисличного на осушенных торфах, опубликованное К. К. Бушем и А. А. Аболинь (1968). От сосняков-кисличников на минеральных почвах P. oxalidoso-turfosum отличается присутствием в древесном ярусе

[3] В скобках указаны амплитуды проективного покрытия видов и биоморф.

Betula pubescens, наличием реликтовых видов травяно-сфагновых сосняков, которые в них изредка встречаются в очень угнетенном состоянии, а также присутствием *Carex canescens*, вида, который появляется обычно после осушения. От сосняков-кисличников на осушенных низинных торфах ассоциация отличается отсутствием или крайне незначительным участием видов травяно-таволжных лесов: *Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, *Impatiens noli-tangere*, *Alnus glutinosa*, *Caltha palustris* и др. Это различие во флористическом составе индицирует существенное синдинамическое различие: после рубки сосняков-кисличников на низинных торфах на вырубках и в производных мелколиственных лесах доминантами часто становятся *Filipendula ulmaria*, *Cirsium oleraceum*, в то время как в сообществах P. oxalidoso-turfosum эти виды обычно отсутствуют или встречаются редко.

Древостои в сообществах ассоциации имеют высокую производительность. К возрасту 100—120 лет их средняя высота 26—28 м и запас 300—400 м³/га. Характерно наличие второго полога ели полнотой более 0.3 или хорошо развитого елового подроста. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Oxalis acetosella*, часто обильны *Dryopteris carthusiana*, *D. austriaca*; в моховом покрове преобладают мезофильные виды. Характерно присутствие видов, постоянно встречающихся в лесах кисличной серии на минеральных почвах: *Veronica officinalis*, *Galium odoratum*, *Stellaria nemorum*, *Paris quadrifolia*, *Pyrola rotundifolia*, *Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*.

Ассоциация 6. Piceetum caricoso(canescentis)-oxalidosum. Ельник осоково-кисличный. К этой ассоциации, выделенной нами по 3 описаниям, мы относим сообщества на переходных торфах с таким же напочвенным покровом, как и в ассоциации Pinetum oxalidoso-turfosum, в древесном ярусе которых по запасу преобладает ель *Picea abies* или имеется равное соотношение ели и сосны (или березы). От Piceetum oxalidosum (Соколов, 1926) и от Pinetum oxalidosum humidum (Смирнова, 1928) ассоциация отличается присутствием в древостое *Betula pubescens*, от Piceetum oxalidoso-turfosum (Соколов, 1928), встречающейся на низинных торфах, она отличается отсутствием видов травяно-таволжных лесов (*Filipendula ulmaria* и др.). Можно предполагать, что сообщества ассоциации будут реагировать на рубки примерно так же, как сосняки кисличные на торфах. С уверенностью можно утверждать, что ель на экотопах ассоциации является наиболее устойчивой породой, так как возобновление других пород в ее сообществах практически отсутствует.

Результаты математического анализа сукцессий и обсуждение

Результаты полярной ординации выделенных синтаксонов приведены на рис. 1. Наибольшая фитоценотическая дистанция, равная 0.994, оказалась между неосушенными Pineta herboso-sphagnosa и Piceetum caricoso-oxalidosum, из чего можно заключить, что последняя ассоциация представляет собой наиболее продвинутые в сукцессионном ряду сообщества. К ней ближе всего стоит Pinetum oxalidoso-turfosum, а к неосушенным травяно-сфагновым соснякам близки Pinetum pleurozioso-phragmitosum. Остальные три ассоциации занимают промежуточное положение на оси ординации. Из них наименее удалены от неосушенных сообществ Pinetum phragmitoso-myrtillosum. Ассоциации Pinetum rubosum и Pinetum dryopterioso-polytrichosum располагаются на оси ординации рядом и более близки к Piceetum caricoso-oxalidosum, чем к неосушенным сообществам. Ось ординации может быть интерпретирована как ось одновременной мезофитизации и евтрофизации экотопов, что подтверждается данными ординации по Раменскому (рис. 2). С помощью информационно-логического анализа, результаты которого приведены в табл. 2, установлено, что степень продвинутости ассоциаций в сукцессионных рядах, определенная с помощью полярной ординации, тесно связана с давностью осушения, а сама ось ординации может быть интерпретирована так же и как ось давности осушения. В табл. 2 приведены коэффициенты коллигации, характеризующие связь ассоциаций с давностью осушения. Наиболее тесной оказалась связь Piceetum caricoso-oxalidosum с давностью осушения более 120 лет. С высокой давностью осушения (более 60 лет) связаны сообщества Pinetum oxalidoso-turfosum, стоящие на оси поляр-

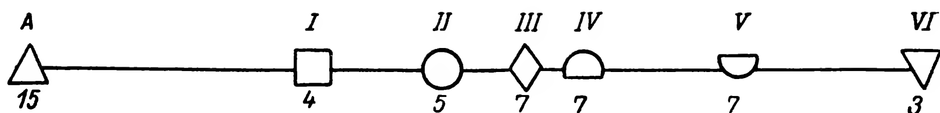


Рис. 1. Полярная ординация синтаксонов, возникающих в результате осушения травяно-сфагновых сосняков.

A — Pineta herboso-sphagnosa, *I* — Pinetum pleurozioso-phragmitosum, *II* — Pinetum phragmitoso-myrtillosum, *III* — Pinetum dryopterioso-polytrichosum, *IV* — Pinetum rubosum, *V* — Pinetum oxalidoso-turfosum, *VI* — Piceetum dryopterioso-oxalidosum. *Арабскими цифрами* указано число описаний для каждого синтаксона.

ной ординации рядом с ельниками осоково-кисличными. К давности осушения 41—60 лет приурочены Pinetum dryopterioso-polytrichosum и Pinetum rubosum. С такой же давностью осушения связаны и сообщества Pinetum phragmitoso-myrtillosum, однако их связь с меньшей давностью осушения (21—40 лет) более существенна. Как и следовало ожидать, сообщества, наиболее близкие к неосушенным травяно-сфагновым соснякам (ассоциация Pinetum pleurozioso-phragmitosum), приурочены к участкам с невысокой давностью осушения (1—40 лет). Информационный коэффициент связи, характеризующий упорядоченность ассоциаций по отношению к градациям давности осушения, равен 0.55, ошибка коэффициента — 0.16.

С помощью регрессионного анализа удалось установить, что изменение богатства и увлажнения почв тесно связаны с давностью осушения. Наиболее адекватными эмпирическим данным для У и БЗ оказались логистические уравнения

$$БЗ = 2.9/(1 + 10^{1.700-0.0255Д}) + 4.6, \quad R = 0.63, \quad S = 14\%; \tag{2}$$

$$У = 17/(1 + 10^{-1.265+0.0306Д}) + 70, \quad R = 0.72, \quad S = 3\%, \tag{3}$$

где Д — давность осушения (в годах). Для прямолинейной и мономолекулярной функций также были получены удовлетворительные, хотя и несколько бо́льшие S, что подтверждает точку зрения о множественности моделей сукцессий. Заметим, что S-образная логистическая функция более соответствует представлениям ряда авторов (Буш, Аболинь, 1968, и др.) о существовании трех стадий сукцессий осушения: начальной стадии медленного изменения сообществ (медленное изменение функции), стадии коренной перестройки (быстрое изменение функции в области точки перегиба) и стадии относительной стабилизации (стремление функции к асимптоте). Из приведенных уравнений можно легко найти средние параметры исходного состояния: БЗ=4.6, У=87 и климакса: БЗ=7.5, У=70, соответствующие значениям асимптот.

Проведенный анализ позволил установить скорость и основные закономерности сукцессии, идущей при осушении травяно-сфагновых сосняков, и детализировать подразделение сукцессионного ряда на стадии, кратко описанные нами ранее (Коновалова, Нешатаев, 1983). В результате осушения прирост древостоя увеличивается через 2—3 года после проведения канала и в 50-метровой приканавной полосе характеризуется I—Ia классом бонитета лесорастительных условий (по таблице ЛенНИИЛХ, см.: Рубцов, Книзе, 1981).

На стадии I, соответствующей ассоциации Pinetum pleurozioso-phragmitosum и длящейся 20—30 лет, происходит увеличение обилия мезофильных видов, присутствовавших в неосушенных сообществах в небольших количествах (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum* sp. sp.). Одновременно происходит внедрение ряда мезофитов, отсутствовавших в неосушенных сообществах (см. табл. 1, дифференциальные виды 1—6-й стадий). Обилие гигрофитов сокращается, понижается их жизненность, появляются пятна отмерших сфагнов и участки, лишенные мохового покрова, однако гигрофильные травы, в особенности *Phragmites australis*, и сфагны по-прежнему определяют облик сообществ. Происходит увеличение прироста подроста ели, обычно имеющегося в неосушенных сообществах в незначительном количестве (до 0.5 тыс. штук на 1 га), а также появляется самосев ели, семена которой заносятся с окружающей территории. Для древесного яруса характерно увеличение сомкнутости, средней высоты и относительной полноты. По данным лесоустрой-

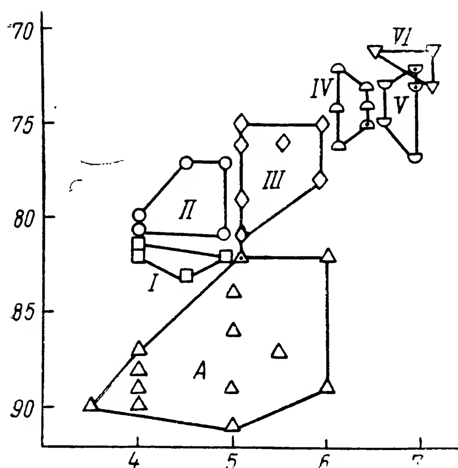


Рис. 2. Ординация описаний сообществ, возникающих в результате осушения травяно-сфагновых сосняков в осях увлажнения (*по оси ординат*) и богатства (*по оси абсцисс*) почвы.

Фигуры с точкой соответствуют двум описаниям, без точки — одному. Обозначения синтаксонов те же, что и на рис. 1.

ства 1980—1983 гг. в Ленинградской обл., спелые и перестойные насаждения этой стадии сукцессии (тип леса — сосняк травяно-сфагновый осушенный) имеют среднюю полноту 0.68 и запас 181 м^3/га, в то время как средние полнота и запас в неосушенных травяно-сфагновых сосняках — соответственно 0.54 и 151 м^3/га. Стадия II, соответствующая ассоциации Pinetum phragmitoso-myrtillosum, наблюдается через 30—60 лет после осушения. Для нее характерно преобладание в разреженном травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, сохранение господства сфагнов в моховом ярусе. В первом пологе древесного яруса появляется ель, вырастающая из подроста, имевшегося до осушения. Рост ели идет по I, реже по II классам бонитета. В подлеске часто имеются *Frangula alnus* и *Sorbus aucuparia*, отсутствующие в неосушенных сообществах. Средняя высота подроста ели, возникшего после осушения, достигает 1—2 м, его количество — 1.0—3.5 тыс. штук на 1 га. На этой стадии в составе сообществ появляется ряд новых мезофитов (см. табл. 1, дифференциальные виды 2—6-й стадий).

К стадии III мы отнесли ассоциацию Pinetum dryopterioso-polytrichosum. На этой стадии в травяно-кустарничковом ярусе увеличивается проективное покрытие *Chamerion angustifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *D. austriaca*, *Lycopodium annotinum*, *Rubus idaeus*, *Oxalis acetosella*, которые примерно в равной степени участвуют в его сложении. Характерно появление новой группы видов, свидетельствующей о дальнейшей евтрофизации и мезофитизации экотопов (см. табл. 1, дифференциальные виды 3—6-й стадий). В моховом ярусе на этой стадии преобладает *Polytrichum commune*, сохраняются фрагменты сфагновых синузий, увеличивается покрытие мезофильных лесных видов. Для стадии III характерны дальнейшее увеличение средней высоты елового подроста (до 2.5—4.0 м) и его частичный переход во второй полог древесного яруса.

Стадия IV сукцессии, представленная ассоциацией Pinetum rubosum, длится недолго и приурочена к давности осушения 41—60 лет. Возможно, что эта стадия не является обязательной, так как *Rubus idaeus* доминирует только в сообществах с древесным пологом невысокой полноты (0.5—0.6, реже до 0.7) и без значительного участия ели, в то время как уже на стадии III встречаются

ТАБЛИЦА 2

Связь сообществ, возникающих в результате осушения травяно-сфагновых сосняков в 50-метровой приканавной полосе, с давностью осушения

Давность осушения, годы	Pinetum pleurozioso-phragmitosum	Pinetum phragmitoso-myrtillosum	Pinetum dryopterioso-polytrichosum	Pinetum rubosum	Pinetum oxalidoso-turfosum	Piceetum caricoso-oxalidosum
1—20	2/6.2					
21—40	2/3.1	1/2.1	1/1.2			
41—60		2/1.5	4/1.8	3/2.3	2/(0.6)	
61—80					4/3.9	
81—100					1/1.8	1/4.2
121—140						2/8.3

Примечание. В числителе — число описаний, в знаменателе — коэффициент коллигации, в скобках — незначимый коэффициент. Для давности осушения 101—120 лет данные отсутствуют.

высокополнотные древостои с полнотой до 0.9. По видовому составу и характеру мохового яруса сообщества этой стадии занимают промежуточное положение между сообществами стадий III и IV и не имеют своих дифференциальных видов.

Стадия V, соответствующая Pinetum oxalidoso-turfosum, приурочена к высокой давности осушения 61—100 лет. По составу и структуре сообщества этой стадии приближаются к соснякам-кисличникам на минеральных почвах. Для древесного яруса характерно наличие второго полога ели, участие ели в первом пологе и часто большое количество ее подроста (1.5—5.0 тыс. штук на 1 га) высотой 2.0—5.0 м. На этой стадии в осушенной перегнойно-торфяной переходной почве формируется хорошо разложившаяся модергумусная подстилка мощностью 3—5 см, а в верхней части торфяной залежи образуется оструктуренный горизонт — своеобразный аналог гумусового горизонта на минеральных почвах. Таким образом, и по почвенным признакам кисличники на осушенных переходных торфах приближаются к кисличникам на минеральных дренированных почвах.

Стадия VI соответствует сообществам Piceetum caricoso-oxalidosum, возникающим в результате смены сосны елью, намечающейся на предыдущих стадиях. Эта стадия наблюдается только при очень большой давности осушения, преимущественно более 130 лет. Описанные сообщества этой стадии имели смешанные древостои с примерно равным участием сосны и ели по запасу (40—50 %). При этом часть ели находилась во втором пологе. Тем не менее мы отнесли их к ельникам, считая, что ель через некоторое время вытеснит сосну. Согласно С. А. Дыренкову (1984), для полного вытеснения сосны елью и формирования разновозрастного ельника на минеральных дренированных почвах требуется около 250 лет. Вероятно, в сообществах, возникающих после осушения травяно-сфагновых сосняков, этот процесс идет примерно с такой же скоростью и во многом зависит от удаления источников семян ели. Так, одно из сообществ этой стадии было описано на участке с давностью осушения 83 года. Анализ возрастной структуры этого сообщества показал, что более 90 % ели поселилось на участке, занятом сообществом в течение первых 5 лет после осушения. Быстрое обсеменение елью объясняется тем, что осушенный участок граничил со спелым еловым лесом. На стадии VI наблюдается также массовый отпад *Betula pubescens*, о котором свидетельствуют сухостойные деревья этой породы, встречающиеся на всех пробных площадях. Отпад березы обусловлен как конкуренцией со стороны ели, так и достижением березой своего предельного возраста. Можно предположить, что вытеснение *B. pubescens* из состава сообществ приведет к изменению характера естественного возобновления после сплошных рубок: порослевое возобновление *B. pubescens* на вырубках сменится семенным возобновлением *B. pendula* и *Populus tremula*. Такая смена динамических потенций сообществ будет соответствовать, согласно принятой нами концепции ассоциации, смене Piceetum caricoso-oxalidosum на Piceetum oxalidosum.

Таким образом, климакс-ассоциацией сукцессии, идущей после осушения травяно-сфагновых сосняков в условиях южной тайги северо-запада европейской части СССР, предположительно можно считать Piceetum oxalidosum или по крайней мере близкие к ней синтаксоны. Очевидно, что достижение и существование климакса обеспечивается только при достаточно интенсивном осушении. К сходным выводам пришли и другие исследователи, изучавшие сукцессии осушения в травяно-сфагновых сосняках южной тайги и хвойно-широколиственной подзоны (Соколов, 1926; Буш, Аболинь, 1968; Капустинкайте, 1978; Lõhmus, 1981). В более северных районах после осушения травяно-сфагновых сосняков формируются сообщества, близкие к лесам черничной серии (Sarasto, 1957; Артемьев и др., 1982). Не подлежит сомнению также и то, что за южными пределами ареала формации ели заключительные стадии сукцессий осушения травяно-сфагновых сосняков будут представлены во всяком случае не еловыми лесами. На этом основании сообщества Pineta herboso-sphagnosa, имеющие одинаковые доминанты, но расположенные в различных зонах, а в ряде случаев и в различных подзонах, следует относить к разным географически замещающим ассоциациям.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с. — *Александрова В. Д.* Изучение смен растительного покрова. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964, с. 300—447. — *Артемьев А. И., Чертовской В. Г., Мочалова Г. А.* Типы заболоченных лесов европейского севера и эффективность их гидромелиорации. — В кн.: Мелиорация лесов европейского севера. Архангельск: Архангельск. ин-т леса и лесохимии, 1982, с. 9—28. — *Балашев Л. С., Андриенко Т. Л., Кузьмичев А. И., Григора И. М.* Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации. Киев: Наук. думка, 1982. 292 с. — *Буш К. К.* О перспективах изучения осушенных лесов. — В кн.: Гидролесомелиоративные исследования. Рига: Зинатне, 1970, с. 101—117. — *Буш К. К., Аболинь А. А.* Строение и изменение растительного покрова важнейших типов леса под влиянием осушения. — В кн.: Вопросы гидролесомелиорации. Рига: Зинатне, 1968, с. 71—126. — *Дыренков С. А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с. — *Капустинкайте Т. К.* Изменение типов леса под влиянием осушения. — В кн.: Осушение лесных земель: Тез. докл. сов. финск. симпозиума. Л.: ЛенНИИЛХ, 1978, с. 81—83. — *Коновалова И. В., Нешатаев В. Ю.* Сукцессии в сосняках травяно-сфагновых под влиянием гидролесомелиорации. — Тез. докл. конфер. молодых ученых. Уфа: БФ АН СССР, 1983, с. 97. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с. — *Нешатаев В. Ю.* Некоторые ассоциации заболоченных сосняков Ленинградской области. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1362—1373. — *Нешатаев Ю. Н., Нешатаева В. Ю.* Закономерности размещения сообществ *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Кроноцком государственном заповеднике. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 3, с. 382—389. — *Определитель* лишайников СССР. В 5 тт. Т. 5. Кладониевые—Акароспоровые/ Отв. ред. И. И. Абрамов. Л.: Наука. 1978. 305 с. — *Осушение* и освоение заболоченных лесных земель на примере Сиверского опытного лесхоза ЛенНИИЛХа. Методические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ, 1983. 56 с. — *Плохинский Н. А.* Биометрия. М.: МГУ, 1970. 368 с. — *Пузаченко Ю. Г., Мошкин А. В.* Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях. Итоги науки ВИНИТИ, сер. Медицинская география, 1969, вып. 3, с. 5—74. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Рубцов В. Г., Книзе А. А.* Ведение хозяйства в мелиорируемых лесах. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 120 с. — *Рысин Л. П.* Сосновые леса Европейской части СССР. М.: Наука, 1975. 212 с. — *Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1968. 112 с. — *Смирнова З. Н.* Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области. — Тр. Петергоф. ест.-науч. ин-та, 1928, № 5, с. 119—258. — *Соколов С. Я.* Рекогносцировочное исследование типов леса Лисинского лесничества. — Лесоведение и лесоводство, 1926, вып. 3, с. 135—154. — *Соколов С. Я.* Лесные растительные ассоциации и торфяники Осинорощинской дачи Парголовского учебно-опытного лесничества Ленинградского лесного института. — Природа и хозяйство учебно-опытн. леснич. Лен. лесн. ин-та, 1928, вып. 1, с. 94—164. — *Федорчук В. Н., Мельницкая Г. Б., Захаров Е. В.* Определение типов производных лесов. Методические указания. Л.: ЛенНИИЛХ, 1981. 46 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Чертов О. Г.* Экология лесных земель. Л.: Наука, 1981. 192 с. — *Шишков И. И., Докудовский И. Е.* Типы леса Лисинского учебно-опытного лесхоза и их хозяйственное значение. М.: Гослесбумиздат, 1963. 112 с. — *Юрковская Т. К.* Изменение растительного покрова переходных болот южной Карелии под влиянием осушения. — Учен. зап. Тартус. гос. ун-та, 1963, № 7, вып. 145, с. 337—344. — *Hainla V.* Siirdesoomännikute kuivendamise tulemustet Eestis. — Metsanduslikud Uurimused, 1957, N 1, p. 51—178. — *Kollist P.* Kuivendamise moju sügavturbaliste siirdesoometsade uuenemistingimustelle. — Metsanduslikud Uurimused, 1957, N 1, p. 81—141. — *Lõhmus E.* Antropogenous forest site types on drained peatlands. — In: Antropogenous changes in the plant cover of Estonia. Tartu; Academy of Sciences of the E. S. S. R., 1981, p. 77—90. — *Sarasto Ju.* Metsän kasvattamiseksi ojitettujen soiden aluskasvillisunden rakenteesta ja kehityksestä Suomen eteläpuoliskossa. — Acta Forestalia Fennica, 1957, vol. 65, N 7, s. 1—108.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 V 1985.

SUMMARY

Six associations which appeared after drainage of grass bog moss pine forests were recognised. Polar ordination and information-logical method were used to determine the temporal sequence of associations in the course of succession and the relation between the association and its distance from the drainage was established. The gradient analysis based on Ramensky method established the degree of ecotope eutrophysation and mesophytisation during the succession. The regression analysis was applied to determine the rate of change in ecotope factors. It is concluded that the final stage of postdrainage succession is the spruce-sorrel forest.

УДК 005 : 582.475.4 : 634.0.232.4 (470.23)

С. Г. Самбук

КЛАССИФИКАЦИЯ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРНОГО ПРИЛАДОЖЬЯ

S. G. SAMBUK. THE CLASSIFICATION OF PINE FORESTS OF THE NORTH LADOGA REGION

На основании использования доминантно-флористических критериев по 55 геоботаническим описаниям, выполненным в северном Приладожье, выделены 4 растительные ассоциации: 1) Pinetum cladinosum saxatilis — сосняк лишайниковый скальный; 2) Pinetum empetrosum — сосняк вороничный; 3) Pinetum myrtilloso-calamagrostidosum — сосняк чернично-лесновейниковый; 4) Vaccinio uliginosi—Pinetum Kleist 1929 — сосняк голубичный. Проведено сравнение с синтаксонами отечественных и зарубежных исследователей. Установлено, что первые 3 ассоциации уже описаны в европейской части СССР, а четвертая — также в Польше и Скандинавии.

Под северным Приладожьем в настоящей работе понимается прибрежная полоса протяженностью около 50 км (от границы между Ленинградской обл. и Карельской АССР на юго-западе до г. Сортавала на северо-востоке) и шириной от 1 до 8 км, образованная выходами протерозойских кристаллических пород. Данная территория характеризуется сложно-расчлененным рельефом и чрезвычайно изрезанной береговой линией. Преобладающим элементом рельефа являются вытянутые с северо-запада на юго-восток скалистые гряды — сельги. На побережье между сельгами располагаются узкие, шириной 0.5—1.5 км, фиордообразные заливы, глубоко вдающиеся в сушу. Крутые склоны сельг и многочисленных островов поднимаются над урезом воды на 10—60 м. В материковой части в понижениях между сельгами протекают ручьи и речки, находятся озера и болота. Ледниковые отложения на территории северного Приладожья, приуроченные к депрессиям рельефа, были смыты голоценовыми трансгрессиями Ладоги до абсолютной высоты 30—40 м («Ладожское озеро», 1978). Учитывая, что севернее данного района мощность ледниковых отложений не превышает 20 м, становится ясно, почему на побережье на поверхность выходят коренные породы. Это весьма устойчивые к выветриванию мелкозернистые граниты, гнейсы и гранито-гнейсы, что служит основной причиной неразвитости почв на данной территории. Немаловажным фактором являются также лесные пожары. Атмосферная влага не задерживается на каменистых склонах, а быстро высыхающие лишайники, формирующие нижний ярус растительных сообществ на сельгах, являются хорошим горючим материалом. Ветры с Ладоги способствуют быстрому распространению пожаров, возникающих чаще всего в результате удара молнии. Пожары, повторяющиеся с периодичностью 50—100 лет, практически полностью уничтожают нижние ярусы растительности, а дожди смывают органические остатки и мелкозем. После этого начинается заселение обнаженных скал, которое доходит до стадии относительно сомкнутого мохово-лишайникового покрова, и процесс повторяется. Из древесных пород к таким условиям смогла приспособиться только сосна. Крепясь корнями в расщелинах скал, она образует низкорослые, практически чистые насаждения низкой сомкнутости, в нижнем ярусе которых доминируют лишайники. Разреженность древостоя способствует тому, что пожары редко становятся верхо-

выми. Эдификаторное воздействие синузии сосны в скальных сообществах, по-видимому, невелико.

Более благоприятные условия для растительности складываются в долинах между сельгами. Данные местообитания испытывают смягчающее влияние большого водоема на температурный режим, укрыты от ветров, здесь происходит отложение материала, смываемого с вершин и склонов. Фильтруясь по склону сельги, атмосферная влага минерализуется, и сухой остаток у подножия гряды составляет 462 мг/л (Козлова, 1959). Почвенный слой в долинах, лежащий на скальной основе, хорошо прогревается. Здесь формируются сосновые древостои достаточно высокой производительности и встречаются многие виды дубравной флоры.

По геоботаническому районированию северного Приладожья и Карельского перешейка, выполненному Т. Г. Абрамовой и Г. И. Козловой (1957), данная территория относится к району шхерного побережья Ладожского озера, где преобладают сосновые и смешанные леса. Среди сосняков преобладают лишайниковые, зеленомошно-лишайниковые и брусничные. Отмечается примесь клена, реже — липы и дуба. Более подробные сведения о лесах северного Приладожья приводятся в работе Козловой (1959), посвященной растительности юго-западной Карелии. Побережье Ладожского озера к югу от г. Лахденпохья Козлова относит к подзоне южной тайги, указывая на широкое распространениеруснично-чернично-орляковых и кислично-чернично-орляковых сосняков, примесь дубравных видов, присутствие кленовых рощ и высокое видовое разнообразие (до 600 видов) сосудистых растений. Однако бо́льшая часть работы Козловой посвящена анализу растительности районов, достаточно удаленных от Ладожского озера.

Растительные сообщества, сходные с распространенными в северном Приладожье, изучал А. А. Ниценко (1959) в северо-восточной части Карельского перешейка. Он впервые описал здесь лишайниковые сосняки на выходах кристаллических пород и указывал также на широкое распространение дубравных элементов в лесах района и относил побережье Ладоги севернее г. Приозерска к подзоне южной тайги. Сосняки на выходах кристаллических пород описаны также Е. В. Дмитриевой (1973, 1979) в северо-западной, а В. Н. Федорчуком с соавторами (1974) — в северной части Карельского перешейка. В северном Приладожье проводил исследования K. Linkola (1916, 1931), выполнивший природно-хозяйственное районирование территории и отмечавший значительное участие неморальных видов в составе лесов в окрестностях г. Сортавала, однако скальные местообитания он подробно не рассматривал.

В 1983—1984 гг. в северном Приладожье автор выполнил 55 геоботанических описаний сосняков на пробных площадях размерами 20×20 м, при этом учитывались положение пробных площадей в рельефе, крутизна склона, экспозиция, мощность почвенного слоя. В заболоченных сосняках была измерена мощность торфяного горизонта. Глазомерно оценивались высота и сомкнутость древесного яруса. На каждой пробной площади были взяты керны для определения возраста деревьев и учтено проективное покрытие видов кустарникового, травяно-кустарничкового, мохово-лишайникового ярусов и подроста. Автор искренне благодарит Е. О. Кузьмину за определение сфагновых мхов, а М. П. Андреева и М. П. Журбенко — лишайников.

В основу выделения растительных ассоциаций был положен метод, который можно назвать доминантно-флористическим. Первоначально по доминирующим видам травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов описания были объединены в 6 групп: 1) сосняк лишайниковый скальный (6 описаний); 2) сосняк лишайниковый скальный с вереском (24); 3) сосняк вороничный (6); 4) сосняк чернично-лесновейниковый (8); 5) сосняк багульниковый сфагновый (8); 6) сосняк пушицевый сфагновый (3). Выделенные группы сравнивали для ответа на вопрос: связано ли доминирование с существенными различиями во флористическом составе? Если группа, выделенная по доминирующим видам, существенно отличалась от остальных групп по флористическому составу, то ее рассматривали в ранге растительной ассоциации, а виды, преимущественно встречающиеся в описаниях группы, являющиеся показателями экологических отличий данной группы от других, считали дифференциальными видами ассо-

циации. Если различий во флористическом составе между какими-либо группами не было, то их объединяли и вновь образованную группу сравнивали с остальными первичными группами.

Группы 3 и 4 (сосняк вороничный и сосняк чернично-лесновейниковый) отличаются от остальных групп не только по доминирующим видам, но и по флористическому составу, поэтому, согласно выдвинутому требованию, их можно рассматривать в ранге растительных ассоциаций (см. таблицу). Группы 1 и 2 (сосняк лишайниковый скальный и сосняк лишайниковый скальный с вереском) имеют практически идентичный видовой состав, что говорит о сходстве экологических условий в сообществах обеих групп, и отличаются они только по ярусу *Calluna vulgaris* (покрытие до 40 %). Анализ кернов, взятых из стволов с ясными следами «зеркала пожара» показал, что последний пожар в сосняках с разреженным травяно-кустарничковым ярусом был около 100 лет назад, а в сообществах с ярусом вереска — 30—60 лет назад. Таким образом, группы 1 и 2 соответствуют этапам послепожарного восстановления скальных сосняков и могут быть объединены. Вновь полученная группа существенно отличается от остальных и по доминантам, и по флористическому составу и может рассматриваться в ранге растительной ассоциации (см. таблицу). Группы 5 и 6 (сосняк багульниковый сфагновый и сосняк пушицевый сфагновый) также имеют идентичный флористический состав и различаются только доминирующими видами травяно-кустарничкового яруса, причем эти два вида (*Ledum palustre* и *Eriophorum vaginatum*) не исключают друг друга, а встречаются в сообществах совместно в различных количественных соотношениях. Доминантами-эдификаторами, определяющими состав и строение нижних ярусов в сосняках этих групп, являются сфагновые мхи (*Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. nemoreum*), формирующие сплошной моховой покров и подстилающий торфяной горизонт мощностью до 1 м. Сходство флористического состава и строения, совпадение эдификаторов свидетельствуют о близости экологических условий в сообществах обеих групп, а также об отсутствии различий, необходимых для выделения двух ассоциаций, поэтому целесообразно объединить обе группы и рассматривать багульниковые и пушициевые сфагновые сосняки в пределах одной растительной ассоциации, а *Eriophorum vaginatum* и *Ledum palustre*, развивающиеся в сходных экологических условиях, считать экологически замещающими видами. Сравнение вновь полученной группы с остальными подтверждает ее специфичность и правомерность выделения в отдельную ассоциацию. Дифференциация всех 4 выделенных ассоциаций представлена в таблице.

1. Асс. Pinetum cladinosum saxatilis (сосняк лишайниковый скальный). Характерной особенностью растительного покрова северного Приладожья является широкое распространение скальных лишайниковых сосняков. Эти сообщества описаны как в материковой части района исследований, так и на многочисленных островах. Они встречаются на вершинах и склонах сельг, покатых скалистых террасах, т. е. в местообитаниях, где атмосферная влага задерживается только в отдельных углублениях и расщелинах скал, а слой мелкозема и лесная подстилка практически отсутствуют, причем 10—30 % площади сообществ — это обнаженные скальные породы, покрытые кое-где накипными лишайниками. Древесный ярус (высота 6—12 м, сомкнутость крон 0.1—0.5) сформирован *Pinus sylvestris* в возрасте 100—160 лет, а отдельные экземпляры достигают 250 лет.

Деревья сильно сбежистые (диаметр на высоте 1.5 м составляет 20—35 см) со своеобразной раскидистой кроной. Как и взрослые деревья, редкий подрост сосны коренится в расщелинах скал. В составе кустарникового яруса (высота 0.5—3 м, покрытие 1—5 %) — *Juniperus communis*, имеющий часто стланиковую форму, и единичные экземпляры *Sorbus aucuparia*. В разреженном травяно-кустарничковом ярусе (суммарное покрытие 10—40 %) отмечены *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Empetrum nigrum*, *Festuca ovina*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Melampyrum pratense*, *Thymus serpyllum*, *Solidago virgaurea*. В мохово-лишайниковом ярусе (суммарное покрытие 60—90 %) в одних сообществах доминирует *Cladina stellaris*, в других — *C. arbuscula* и *C. rangiferina*. С меньшим обилием встречаются *Pleurozium schreberi*,

Дифференциация растительных ассоциаций сосновых лесов северного Приладожья

Вид (а — древесный ярус, б — кустарники и подрост)	Сосняк лишайниковый скальный		Сосняк вороничный		Сосняк чернично-вейниковый		Сосняк голубичный	
Pinus sylvestris (а)	0.3	V	0.5	V	0.6	V	0.5	V
Betula pubescens (а)	+	I	+	I	+	IV	+	I
Pinus sylvestris (б)	+	V	+	II	1	V	+	II
Betula pubescens (б)	+	II	+	IV	+	IV	3	IV
Juniperus communis (б)	2	V	1	IV	3	V		
Sorbus aucuparia (б)	+	IV	+	IV	5	V		
Calluna vulgaris	15	V	5	V	4	IV	+	III
Vaccinium myrtillus	3	IV	2	V	13	V	1	IV
V. vitis-idaea	2	V	5	V	6	V	2	V
Dicranum polysetum	3	IV	3	V	2	IV	+	II
Pleurozium schreberi	10	V	20	V	30	V	6	V
Cladina arbuscula	15	IV	4	V	2	II		
C. rangiferina	15	V	3	V	2	II		
C. stellaris	20	V	+	IV				
C. mitis	6	IV	+	III				
Cladonia uncialis	5	V						
C. squamosa	+	IV						
Cetraria islandica	3	V						
Polytrichum piliferum	+	IV						
Arctostaphylos uva-ursi	+	III						
Stereocaulon paschale	+	III						
Festuca ovina	1	III						
Polytrichum juniperinum	1	III						
Cladonia gracilis	+	III						
C. crispata	+	III						
C. amaurocraea	2	III						
Dicranum congestum	2	IV						
Rhacomitrium ramulosum	1	IV						
Andreaea rupestris	+	III						
Cornicularia odontella	+	III						
Parmelia saxatilis	+	III						
P. centrifuga	+	III						
Umbilicaria deusta	+	II						
Empetrum nigrum	1	III	65	V				
Ptilidium ciliare	+	I	1	III				
Hylocomium splendens	1	I	6	IV	2	II		
Ptilium crista-castrensis			1	III	1	II		
Calamagrostis arundinacea					35	V		
Pteridium aquilinum					7	V		
Convallaria majalis					1	V		
Polygonatum odoratum					+	V		
Melica nutans					+	III		
Rubus saxatilis					+	III		
Lathyrus vernus					+	III		
Hepatica nobilis					+	III		
Ledum palustre							30	V
Eriophorum vaginatum							10	V
Vaccinium uliginosum							8	V
Carex globularis							3	V
Polytrichum commune							3	V
Sphagnum angustifolium							70	V
S. magellanicum							4	V
S. nemoreum							9	IV
Polytrichum strictum							1	IV

Примечание. Римские цифры — классы постоянства, арабские — средние значения покрытий видов и сомкнутости крон. Выделены группы дифференциальных видов.

Dicranum polysetum, *D. congestum*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Andraea rupestris*, *Cladina mitis*, *Cetraria islandica*, *Cladonia uncialis*, *C. macroceras*, *C. macrophylla*, *C. crispata*, *Stereocaulon paschale* и др.

В сообществах скальных лишайниковых сосняков присутствует группа видов, которые являются дифференциальными видами ассоциации (см. таблицу). Большинство из них — это малотребовательные к минеральному питанию виды лишайников и мхов, способные существовать в условиях неустойчивого гидротермического режима скальных местообитаний. Низкое эдификаторное воздействие древесного яруса и определяющее значение экотопа в формировании сообществ скальных сосняков подтверждается тем, что виды нижних ярусов встречаются также на скалах, практически лишенных древесного яруса, и образуют наскальный покров с проективным покрытием 30—40 %, поэтому условия местообитания вводятся в название ассоциации. По доминирующим видам травяно-кустарничкового и лишайникового ярусов можно выделить два варианта скальных сосняков.

Вариант Cladina stellaris — характеризуется чрезвычайно разреженным травяно-кустарничковым ярусом, ясно выраженным доминированием *Cladina stellaris* и значительным участием (до 10—15 %) по сравнению с другими сообществами *C. mitis* в лишайниковом ярусе. Сообщества данного типа находятся на одной из завершающих стадий послепожарного восстановления и наиболее близки к коренным скальным лишайниковым соснякам. Такие сообщества встречаются редко и значительных площадей не занимают. Более широко распространен вариант Calluna vulgaris, характеризующийся развитым травяно-кустарничковым ярусом (суммарное покрытие до 40 %), в котором преобладает *Calluna vulgaris*. В лишайниковом ярусе доминируют *Cladina arbuscula* и *C. rangiferina*. Сообщества этого варианта находятся на более раннем этапе послепожарного восстановления.

Скальные лишайниковые сосняки были описаны на Кольском полуострове Т. П. Некрасовой (1938), на островах Кемь-Лудского архипелага — В. Н. Веховым (1969), в северной Карелии — В. И. Рутковским (1933), в северо-западной части Карельского перешейка — Дмитриевой (1973, 1979). Сравнение показало, что скальные лишайниковые сосняки северного Приладожья имеют с ними близкий видовой состав и строение, аналогичные доминанты и поэтому могут рассматриваться в пределах одной растительной ассоциации. В описаниях сосняков северной части Карельского перешейка (Федорчук и др., 1974) в наскальном покрове преобладают не лишайники, а *Pleurozium schreberi*; в древесном ярусе отмечена *Picea abies*; среди дифференциальных видов указаны *Stereocaulon tomentosum*, *Dicranum spurium* и *Pohlia nutans*, не являющиеся дифференциальными в северном Приладожье. Очевидно, данные описания следует отнести к другому синтаксону.

Аналоги выделенной ассоциации за пределами СССР не обнаружены.

2. Acc. Pinetum empetrosum (сосняк вороничный). Сообщества ассоциации описаны на каменистых террасах по берегу Ладожского озера и на плоских скалистых островах. Превышение данных местообитаний над уровнем воды составляет 2—6 м. Почвы неразвиты. Подстилка мощностью 1—2 см, состоящая из полуразложившихся остатков мхов и кустарничков, располагается непосредственно на гранито-гнейсовой скале. Древесный ярус (высота 8—12 м, сомкнутость крон 0.4—0.6) сформирован *Pinus sylvestris* в возрасте от 80 до 140 лет. В кустарниковом ярусе (высота 0.5—3 м) с небольшим обилием постоянно встречаются *Juniperus communis* и *Sorbus aucuparia*. Травяно-кустарничковый ярус (суммарное покрытие 50—90 %) сформирован *Empetrum nigrum* (покрытие до 80 %) при участии *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Melampyrum pratense*. Мхи и лишайники не образуют сомкнутого яруса, а располагаются между плотными подушкообразными куртинами *Empetrum nigrum*; преобладает *Pleurozium schreberi* (покрытие 30—50 %), отмечены *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Ptilidium ciliare*, *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*. Ассоциация характеризуется отсутствием дифференциальных видов других синтаксонов северного Приладожья, высоким постоянством и обилием *Empetrum nigrum*; с по-

стоянством III—IV встречаются *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare* и *Ptilium crista-castrensis*.

От ассоциации Empetro nigri—Pinetum (Libb. et Siss. 1939 n. n.) Wojt. 1964, встречающейся на южном побережье Балтики и подробно изученной T. Wojterski (1964), данная ассоциация отличается обедненным видовым составом и отсутствием характерных видов, приводимых Wojterski, это — *Goodyera repens*, *Moneses uniflora*, *Hieracium umbellatum* var. *linariifolium*, *Carex arenaria*, *Salix arenaria*. От большинства вороничных сосняков европейского севера СССР (Ф. В. Самбук, 1932; Соколова, 1936; Яковлев, Воронова, 1959, и др.) рассматриваемые сосняки отличаются отсутствием сомкнутого яруса кустистых кладоний и отсутствием болотных кустарничков (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* и др.) в травяно-кустарничковом ярусе. Только вороничные сосняки, описанные Веховым (1969) на островах Кемь-Лудского архипелага, могут быть отнесены к одной ассоциации с вороничными сосняками северного Приладожья. Эти сообщества сформировались в сходных экологических условиях, имеют близкий видовой состав и строение, в травяно-кустарничковом ярусе также преобладает вороника (покрытие 90 %), представленный фрагментарно моховолишайниковый ярус сложен теми же видами.

3. Acc. Pinetum myrtilloso-calamagrostidosum (сосняк чернично-лесновейниковый). Сообщества ассоциации довольно широко распространены в районе исследований, встречаются как в материковой части, так и на островах. Приурочены к межсельговым долинам и нижним пологим частям склонов — местам сноса и отложения растительных остатков и мелкозема. Слой подстилки, перемешанной с гравием, может достигать мощности 30, но, как правило, составляет 10—15 см. Древесный ярус (высота 18—24 м, сомкнутость крон 0.5—0.7) сложен *Pinus sylvestris* с примесью *Populus tremula* и *Betula pubescens*. Возраст сосны 80—130 лет. В кустарниковом ярусе (высота 1—4 м) встречаются *Juniperus communis*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum* и *Padus avium*. Подрост сосны, осины и березы редкий, но характеризуется хорошей жизненностью. Найден также подрост клена. В травяно-кустарничковом ярусе (суммарное покрытие 30—70 %) доминируют *Calamagrostis arundinacea* и *Vaccinium myrtillus*, иногда — *Pteridium aquilinum*. Часто встречаются *Vaccinium vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Convallaria majalis*, *Polygonatum odoratum*, *Melica nutans*, *Rubus saxatilis*, *Lathyrus vernus*, *Hepatica nobilis*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Fragaria vesca*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Geranium sylvaticum*; реже — *Goodyera repens*, *Antennaria dioica*, *Veronica chamaedrys*, *Trientalis europaea*, *Polypodium vulgare*, *Solidago virgaurea* и др. Моховой ярус (суммарное покрытие 30—60 %) сформирован *Pleurozium schreberi*, отмечены *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum* и кустистые кладонии (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*).

Ассоциация дифференцируется высоким обилием и постоянством *Calamagrostis arundinacea* и наличием группы видов (см. таблицу), встречающихся с постоянством III—V. Ниценко (1960) приводит эту ассоциацию для Карельского перешейка и указывает, что она является более южным типом, а на северозападе встречается редко. На северо-востоке Польши сосняки с доминированием в травяном ярусе *C. arundinacea* в отдельную ассоциацию выделил A. Sokolowski (1979). Однако сообщества, распространенные на берегах Ладоги, имеют более бедный видовой состав и в них отсутствуют характерные виды ассоциации, приводимые Sokolowski (*Koeleria polonica*, *Viola rupestris*, *Prunella grandiflora*, *Astragalus danicus*, *Neottianthe cucullata*), поэтому выделенная ассоциация не может быть объединена с Calamagrostio arundinaceae—Pinetum Sokolowski 1979.

4. Acc. Vaccinio uliginosi-Pinetum Kleist 1929 (сосняк голубичный). Сообщества ассоциации приурочены к понижениям рельефа, каменистым котловинам и впадинам, их формирование связано с затруднением оттока атмосферной влаги и почвенно-грунтовых вод с данных местообитаний, где создаются благоприятные условия для гигрофитных видов мхов, трав и кустарничков. Эти сообщества встречаются часто, но больших площадей не занимают; характеризуются постоянством видового состава и строения; как правило, подстилаются торфяным горизонтом, мощность которого варьирует от 10 до 100 см. Древесный ярус (высота 10—14 м, сомкнутость крон 0.4—0.7) сформирован *Pinus sylvestris* с примесью *Betula pubescens*. Возраст господствующих деревьев

не превышает 100 лет. Возобновление сосны редкое и разновозрастное. Подлесок практически отсутствует, изредка встречаются отдельные экземпляры *Salix cinerea*. Суммарное проективное покрытие видов травяно-кустарничкового яруса 40—70 %. Здесь постоянно встречаются *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Vaccinium uliginosum* и *Carex globularis*, являющиеся дифференциальными видами ассоциации (см. таблицу), причем первые 2 вида — доминанты. Реже и с меньшим обилием встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Andromeda polifolia* и *Carex lasiocarpa*. В сплошном моховом покрове доминирует *Sphagnum angustifolium*, с постоянством IV—V встречаются *S. magellanicum*, *S. nemoreum* и *Polytrichum strictum* (эти виды также являются дифференциальными видами ассоциации), отмечены *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune* и *Sphagnum russowii*.

Сфагновые сосняки с пушицево-кустарничковым ярусом неоднократно описывали отечественные исследователи в Карелии (Рутковский, 1933), в Предуралье (Ф. В. Самбук, 1932; Корчагин, 1940; Боч и др., 1980), в Ленинградской (Смирнова, 1928), Псковской (С. Г. Самбук, 1984), Вологодской (Гаврилов, Карпов, 1962), Архангельской (Леонтьев, 1937) областях. В составе и строении этих сообществ много общего, а доминирование различных, но экологически и фитоценотически близких видов в травяно-кустарничковом и моховом ярусах не связано с существенными различиями в экологических режимах конкретных местообитаний, а может быть объяснено экологической замещаемостью видов. Однако в большинстве работ растительные ассоциации выделялись формально, по доминирующим видам травяно-кустарничкового или мохового ярусов. Вместе с тем выше было показано, что описанные сообщества (с доминантами *Ledum palustre* и *Eriophorum vaginatum*) относятся к одной ассоциации. Учитывая, что сфагновые сосняки встречаются и за пределами СССР, необходимо сравнить выделенную ассоциацию с синтаксонами зарубежных исследователей. Оказывается, сторонники флористического подхода к классификации большинство сфагновых сосняков включают в одну ассоциацию — Vaccinio uliginosi—Pinetum Kleist 1929. Для территории Польши W. Matuszkiewicz (1962, 1984) в качестве характерных видов ассоциации приводит *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*, а в качестве дифференциальных — *Eriophorum vaginatum*, *Aulacomnium palustre*, *Oxycoccus palustris*. Для Скандинавии (Mork, Lag, 1959; Dahl e. a., 1967; Kielland—Lund, 1973; Aune, 1973) как дифференциальные виды указываются *Eriophorum vaginatum*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, *Aulacomnium palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. nemoreum*, *Polytrichum strictum*, *P. commune* и др.

На основании сходства строения сообществ и совпадения большинства дифференциальных видов с теми, которые приводят зарубежные исследователи, мы относим описанные сосняки к ассоциации Vaccinio uliginosi—Pinetum.

Выделенные растительные ассоциации достаточно полно характеризуют сосновые леса и отражают существующую дискретность растительного покрова северного Приладожья. Выявленная синтаксономическая дискретность сосновых лесов обусловлена тем, что данная территория представляет собой совокупность экотопов с контрастными экологическими режимами. Влагонепроницаемость материнских пород и расчлененность рельефа приводят к неравномерности в обеспеченности различных экотопов водой, элементами минерального питания, теплом и солнечным светом, что служит причиной формирования на них растительных сообществ, различающихся по составу и строению. При этом ясно прослеживается приуроченность определенных типов сообществ к определенным типам экотопов (лишайниковые скальные сосняки встречаются на вершинах и верхних частях склонов сельг, голубичные сосняки — в бессточных котловинах и т. д.). Использование при классификации не только доминирующих, но и большинства остальных видов, встретившихся в сообществах, позволило выделить растительные ассоциации, характеризующиеся постоянством видового состава и строения, ясно отличающиеся друг от друга и соответствующие определенным типам экотопов, а также выявить экологически замещаемые виды и избежать искусственной дробности синтаксонов.

Таким образом, применение доминантно-флористического подхода позволит

в дальнейшем учитывать при классификации не только экологически, но и фитоценотически замещаемые виды, так как они обладают примерно одинаковым средообразующим эффектом, что проявляется в сходстве флористического состава и обилия большинства видов в сообществах, где доминируют фитоценотически замещаемые виды. Учет экологически и фитоценотически замещаемых видов позволит увеличить естественность выделяемых синтаксонов и уменьшить их количество. Последнее достаточно важно при построении практически обозримых систем классификации.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Т. Г., Козлова Г. И. Геоботанические районы северного Приладожья и Карельского перешейка. — Вестн. ЛГУ, отд. География, 1957, № 24, вып. 4, с. 152—170. — *Боч М. С., Василевич В. И., Бибикова Т. В.* Растительные ассоциации якшинского профиля.— В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем. Л.: Наука, 1980, с. 32—62. — *Вехов В. Н.* Растительность Кемь-Лудского архипелага. — В кн.: Тр. Кандалакшского заповедника. Воронеж, 1969, вып. 7, с. 60—126. — *Гаврилов К. А., Карпов В. Г.* Главнейшие типы леса и почвы Вологодской области в районе распространения карбонатной морены. — В кн.: Типы леса и почвы северной части Вологодской области. М.: Наука, 1962, с. 5—118. — *Дмитриева Е. В.* Сосновые леса северо-запада Карельского перешейка. — Бот. журн., 1973. т. 58, № 8, с. 1093—1106. — *Дмитриева Е. В.* Лишайниковые сосняки северо-запада Карельского перешейка. — Вестн. ЛГУ, отд. Биология, 1979, № 18, вып. 3, с. 59—71. — *Козлова Г. И.* Растительность юго-западной Карелии. — В кн.: Северо-Запад (докл. научн. сессии). Л.: Изд-во ЛГУ, 1969, с. 70—97. — *Корчагин А. А.* Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника. — В кн.: Тр. Печоро-Илычского заповедника. М.: Наука, 1940, вып. 2, с. 5—415. — *Ладожское* озеро. Петрозаводск: Карелия, 1978. 208 с. — *Леонтьев А. М.* Ботанические районы Беломорско-Кулойской части Северного края. — В кн.: Тр. БИН АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, сер. 3, вып. 2, с. 81—223. — *Некрасова Т. П.* Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры. — В кн.: Тр. Лапландского заповедника. М.: Изд-во АН СССР, 1938, вып. 1, с. 6—46. — *Ниценко А. А.* Очерки растительности Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 141 с. — *Ниценко А. А.* Сосновые леса Ленинградской области. — Вестн. ЛГУ, отд. Биология, 1960, № 21, вып. 4, с. 22—33. — *Рутковский В. И.* Типы лесов Кемского края. — В кн.: Тр. Ин-та леса, т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1933, с. 1—99. — *Самбук С. Г.* Эвристико-статистическая классификация и полярная ординация выборки широкого фитоценотического диапазона. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 2, с. 180—188. — *Самбук Ф. В.* Печорские леса. — В кн.: Тр. Бот. муз. АН СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, вып. 24, с. 49—145. — *Смирнова З. Н.* Лесные ассоциации северо-западной части Ленинградской области. — В кн.: Тр. Петергоф. ест.-научн. ин-та. Л.: Главнаука, 1928, № 5, с. 119—263. — *Соколова Л. А.* Растительность района Лоухи-Кестенгского тракта (Карелия). — В кн.: Тр. БИН АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, сер. 3, вып. 3, с. 241—307. — *Федорчук В. Н., Дыренков С. А., Чертов О. Г. и др.* Опыт применения комбинированного метода выделения лесотипологических единиц в северной части Карельского перешейка. — Экология, 1974, № 6, с. 49—56. — *Яковлев Ф. С., Воронова В. С.* Типы лесов Карелии и их природное районирование. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1959. 190 с. — *Aune E. I.* Forest Vegetation in Hemne, Sor-Trondelag, Western Central Norway. — K norske Vidensk. Selsk. Mus. Miscellanea, 1973, N 12, S. 1—87. — *Dahl E., Gjems O., Kielland-Lund I.* On the vegetation types of Norvegian conifer forests in relation to the chemical properties of the humus layer. — Meddr. norske Skogfors., 1967, vol. 23, p. 503—531. — *Kielland-Lund I.* A classification of Scandinavian forest vegetation for mapping purposes. — IBPi Norden, 1973, vol. 11, p. 173—206. — *Kleist C.* Recherches phytosociologiques sur les tourbieres de la region des dunes (de la rive droite de la Vistule aux environs de Varsovie). — Bul. Acad. Pol. Sci., Ser. B, 1929, p. 41—104. — *Linkola K.* Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. — Ac. Soc. Fauna et Flora Fen., 1916, vol. 45, N 1. 425 S. — *Linkola K.* Über die Hauptziige der Vegetation und Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. Helsingforsiae, 1931. 15 S. — *Matuszkiewicz W.* Zur Systematik der Natürlichen Kiefemwadler des mittel- und osteuropäischen Flachlandes. — Mitt. Flor. Soz. Arb Gemein N. F., 1962, Bd 9, S. 145—186. — *Matuszkiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. Warszawa: P. W. Naukowe, 1984. 298 S. — *Mork E., Lag L.* Vegetasjonen i Ulvsjöberget forsöksomrade. — Meddr. norske Skogfors., 1959, N 53, p. 43—79. — *Sokolowski A. W.* Calamagrostio arundinaceae — Pinetum association in North-East Poland. — Fragm. Flor. Geobot., 1979, vol. 25, N 4, p. 485—492. — *Wojterski T.* Bory sosnowe na wydmach nadmorskich na polskim wybrzezu. — Pozn. TPN Wydz. Mat.-Przyr. Prace Kom. Biol., 1964, vol. 28, N 2, p. 1—217.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 IV 1985.

SUMMARY

Four plant associations were distinguished on the basis of dominant-floristic criteria from 55 geobotanical descriptions of North Ladoga region: 1) Pinetum cladinosum saxatilis, 2) Pinetum empetrosum, 3) Pinetum myrtilloso-calamagrostidosum, 4) Vaccinio uliginosi Pinetum. The comparison of these associations with sintaxa of soviet and foreign workers have been carried out. It was established that the first three associations have already been described for the European part of the USSR, and the fourth — for Poland and Scandinavian countries.

УДК 581.9 (571.65)

А. А. Коробков, Н. А. Секретарева

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ В РАЙОНЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ЭНМЫВААМ (БАССЕЙН РЕКИ АНАДЫРЬ)

A. A. KOROBKOV, N. A. SEKRETAREVA. THE BOTANICAL-GEOGRAPHIC OBSERVATIONS IN THE AREA OF THE LOWER REACHES OF THE ENMYVAAM RIVER (THE ANADYR RIVER DRAINAGE)

Исследованный район находится в переходной полосе от подзоны крупных стлаников к южным гипоарктическим тундрам, что проявляется прежде всего в уменьшении роли *Pinus pumila* и увеличении роли *Alnus fruticosa*. Наличие чозениевых лесов в пойме реки с обилием бореальных видов сближает данный район с крупностланиковыми и таежными районами бассейна р. Анадырь. Повышенная континентальность климата сказывается на увеличении роли ксерофитно-петрофитного комплекса в сложении растительного покрова, в отсутствии ярко выраженных нивальных сообществ. В горных тундрах здесь преобладают ацидофиты.

В последнее десятилетие в бассейне р. Анадырь сотрудники Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) проводили интенсивные ботанические исследования. Сведения о флоре и растительности приморской части Нижне-анадырской низменности, южной полосы крупных стлаников среднего течения р. Анадырь и лесного острова в среднем течении р. Майн имеются в работах Ю. П. Кожевникова (1977, 1978а, б, 1980, 1981). Данные о флоре горно-таежных районов бассейна и верхнего течения р. Анадырь содержатся в недавно опубликованных работах других авторов (Полежаев и др., 1979, 1981; Полежаев, Беркутенко, 1982). Предварительные результаты исследований, выполняемых по программе ботанико-географических эталонов (Юрцев, 1973) в подзоне южных гипоарктических тундр и крупных стлаников, также отражены в ряде публикаций (Юрцев, 1978; Юрцев, Коробков, 1979; Юрцев, Секретарева, 1983).

В июне—июле 1980 г. отряд 2-й Полярной экспедиции БИНа в составе А. А. Коробкова, Н. А. Секретаревой, бриолога О. М. Афониной, лихенолога И. И. Макаровой проводил ботанико-географические исследования в нижнем течении р. Энмываам вблизи устьев рек Серной и Шустрой. Данная территория расположена в зоне перехода от подзоны крупных стлаников к южным гипоарктическим тундрам. С этим рубежом также связан и контакт флор Анадырско-Корякской провинции Бореальной области и Южно-Чукотской подпровинции Чукотской провинции Арктической области (Юрцев и др., 1978). В бассейне р. Белой в 1929 г. проводил ботанические исследования В. Б. Сочава (1930). По долине р. Энмываам он прошел до низовьев р. Мухоморной. В 1933 г. маршруты некоторых участников комплексной Чукотско-Анадырской экспедиции охватили верховья рек Мухоморной и Серной, долины рек Энмываам и Белой (Васильев, 1956). Сведения о флоре и растительности, содержащиеся в работах В. Б. Сочавы и В. Н. Васильева, очень фрагментарны и касаются соседних с изученной нами территорий.

Мы обследовали обширную пойму и надпойменные террасы р. Энмываам, сложенные аллювиальными и озерно-аллювиальными верхнечетвертичными отложениями; невысокие (500 м над ур. м.) водораздельные сопки между доли-

ной р. Серной и впадиной оз. Чирового, сложенные лавами и туфами кислого состава; низкие (300 м над ур. м.) сглаженные отроги Анадырского нагорья на водоразделе рек Энмываам и Юрумкувеем с выходами лав и туфов основного состава. Климат в нижнем течении р. Энмываам — преимущественно континентальный, хотя не исключено и проникновение на эту территорию северо-тихоокеанских циклонов по обширной долине р. Анадырь.

Равнинные кочкарные кустарничково-осоково-пушицево-моховые тундры занимают пологие склоны сглаженных увалов на водоразделе рек Энмываам и Юрумкувеем, а также пологие шлейфы правобережных сопок, обращенных к долине реки и впадине оз. Чирового. Основу нанорельефа образуют кочки *Eriophorum vaginatum*,[1] которая на повышенных и более сухих участках замещается *Carex lugens*. В кочкарных тундрах в небольшом обилии постоянно присутствуют кустарнички: *Salix fuscescens*, *S. pulchra*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus* и травянистые растения: *Carex rotundata*, *Rubus chamaemorus*, *Pedicularis lapponica*. Центральные части обширных массивов кочкарников занимают практически чистые сообщества пушицы, которая образует кочки до 40—45 см выс. Сближенные верхушки кочек закрывают свои основания, где развит значительный моховой покров из *Drepanocladus revolvens*, *Calliergon sarmentosum*, *Cinclidium* sp., *Oncophorus wahlenbergii*. На кочках из мхов обычны *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Polytrichum strictum*, *Dicranum* sp. sp. В краевых частях массивов кочкарных тундр на контакте с надпойменными террасами и склонами озерно-болотных депрессий усиливаются позиции гипоарктических кустарничков и разнотравья, заметнее становится роль *Carex lugens*. По нашим наблюдениям, подзонам крупных стлаников и южных гипоарктических тундр в бассейне р. Анадырь свойственны наиболее бедные варианты кочкарников с немногим более десятка сосудистых растений. Между собой они различаются только 3—5 видами, чаще всего это *Carex stans*, *Polygonum tripterocarpum*, *Andromeda polifolia*, *Pedicularis labradorica*, *Nardosmia frigida*. Среди массивов кочкарных тундр на крутых береговых склонах небольших речек и озерных впадин встречаются изолированные заросли кустарников и крупных стлаников.

На дренированных участках склонов низких левобережных увалов и в нижних частях шлейфов высоких сопок на правом берегу р. Энмываам широко представлены травяно-кустарничковые ерники из *Betula exilis* и *B. middendorffii*. Вместе с *Salix glauca*, *S. krylovii*, *S. pulchra*, *Pentaphylloides fruticosa* они образуют густые заросли. В нижнем ярусе доминируют гипоарктические кустарнички, а из травянистых растений встречаются *Calamagrostis holmii*, *Carex lugens*, *Luzula multiflora* subsp. *kjellmaniana*, *Polygonum tripterocarpum*, *Pyrola incarnata*, *Pedicularis capitata*, *P. sceptrum-carolinum*, *Valeriana capitata* и др. Во многом сходны с ними заросли кустарников, развитые на повышенных участках высокой надпойменной террасы, но в них значительный перевес над ерниками имеют различные ивы.

Обширные площади высокой надпойменной террасы в районе р. Шустрой и ниже по течению р. Энмываам заняты различными типами заболоченных тундр и болот. Понижения надпойменной террасы и низкие берега небольших озерков у подножия коренного берега реки занимают разнотравно-осоково-кустарничково-сфагновые болота. На сфагновых подушках кустарничковый покров образуют *Salix fuscescens*, *S. myrtilloides*, *Betula exilis*, *Ledum decumbens*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, из травянистых растений обычны *Carex rariflora*, *C. williamsii*, *Juncus triglumis*, *Luzula wahlenbergii*, *Ranunculus lapponicus*, *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia*, *S. hirculus*, *Rubus chamaemorus*, *Orthilia obtusata*, *Pedicularis labradorica*, *P. pennellii*, *P. sudetica* subsp. *albolabiata*, *Pinguicula spathulata*, *P. villosa*. Низкие берега крупных озер и многочисленные мелкие постоянно обводненные протоки, соединяющие эти озера, заняты осоково-гипновыми болотами. В травяном покрове здесь господствуют

[1] Латинские названия сосудистых растений приводятся по «Обзору географического распространения. . .» (Юрцев и др., 1979а, б) с некоторыми коррективами по С. К. Черепанову (1981) и «Арктической флоре СССР» (1984).

осоки *Carex chordorrhiza*, *C. rariflora*, *C. rotundata*, *C. stans*, но очень обычны и *Hierochloë pauciflora*, *Rumex arcticus*. В небольших западинках со стоячей водой обильно разрастаются *Ranunculus gmelinii*, *Utricularia intermedia*, а вдоль водотоков, где имеется слабый дренаж, растут *Eriophorum polystachion*, *E. russeolum*, *Carex saxatilis* subsp. *laxa*, *C. tenuiflora*, *Comarum palustre*, *Epilobium palustre*. Для прибрежной мелководной части озер характерны *Equisetum fluviatile*, *Sparganium hyperboreum*, *Arctophila fulva*, *Carex aquatilis*, *C. rostrata*, *Hippuris vulgaris*, *Cicuta virosa*, *Menyanthes trifoliata*. Только в одном из пойменных озерков обнаружена *Caltha natans*. На низком илистом берегу оз. Чирового произрастают обычные для песчаных и заиленных пляжей *Alopecurus aequalis* subsp. *aristulatus*, *Agrostis gigantea*, *Eleocharis acicularis*, *Rumex sibiricus*, *Ranunculus reptans*, *Subularia aquatica*,[2] *Callitriche palustris*, *Taraxacum macroceras*. Водно-болотный флороценотический комплекс долины р. Энмываам и оз. Чирового представлен обычными для бассейна р. Анадырь гигрофитами и гидрофитами, значительно обогащен бореальными видами.

Пойма р. Энмываам в нижнем течении по обе стороны от главного русла простирается в ширину до 500—700 м. Характерный облик растительности поймы придает разновозрастный чозениевый лес, который вместе с высокоствольными ивняками и травяно-кустарниковыми сообществами занимает почти все пространство. Остальная площадь приходится на галечные, песчано-галечные и иловато-галечные пляжи разного уровня, регулярно заливаемые водой в период весенних и летних паводков. Разреженные травянистые группировки сухих галечных и песчано-галечных кос представлены достаточно разнообразно, здесь отмечены *Festuca cryophila*, *F. rubra*, *Roegneria borealis*, *R. confusa*, *Bromus pumpellianus*, *Leymus interior*, *Stellaria fischeriana*, *Descurainia sophioides*, *Arabis umbrosa*, *Astragalus schelichowii*, *Chamerion latifolium*, *Aster sibiricus*, *Erigeron politus*, *Artemisia kruhsiana*, *Crepis nana*. На песчано-илистых наносах по сырым понижениям и днищам боковых проток очень обычны *Agrostis anadyrensis*, *Deschampsia komarovii*, *D. sukatschewii*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Juncus leucochlamys* var. *borealis*, *Koenigia islandica*, *Stellaria crassifolia*, *Wilhelmsia physodes*, *Caltha arctica*, *Rorippa palustris*, ближе к подножию обрывистого берега надпойменной террасы обычны *Carex appendiculata*, *C. eleusinoides*, *C. norvegica*, *Equisetum variegatum*, *Cerastium jenisejense*, *Saxifraga hyperborea*, а в мелких застойных лужах — *Pleuropogon sabinii*. На более высоком уровне поймы, где галечники перекрыты песком, среди поросли молодой чозении высотой 3—5 м и редких кустов *Salix alaxensis*, *S. schwerinii*, *Alnus fruticosa* разреженный травяной покров поражает богатством и разнообразием видов: *Calamagrostis purpurea*, *Trisetum molle*, *Poa glauca*, *P. pratensis*, *Roegneria jacutensis*, *Allium schoenoprasum*, *Rumex graminifolius*, *Stellaria fischeriana*, *Gastrolychnis affinis*, *Minuartia verna*, *Pulsatilla davurica*, *Ranunculus monophyllus*, *Papaver detritophilum*,[3] *Erysimum cheiranthoides*, *Astragalus alpinus*, *Oxytropis vassilczenkoi*, *Vicia macrantha*, *Androsace septentrionalis*, *Polemonium boreale*, *Castilleja pavlovii*, *Pedicularis sudetica* subsp. *gymnostachya*, *Artemisia tilesii*, *Arnica iljinii*, *Taraxacum longicorne* и др. Бóльшая часть этих же видов образует красочные злаково-разнотравные луговины на полянах по окраинам зрелых чозениевых рощ.

Зрелые и перестойные насаждения чозении занимают средний уровень центральной части поймы, где галечники перекрыты мощным (около 1 м) слоем песка. Общий видовой состав зрелых чозениевых рощ не богат и состоит из 10—15 видов, доминируют же обычно только 3—5 видов, отличающихся вегетативной мощностью. Вышесказанное характерно и для других чозениевых рощ бассейна р. Анадырь (Юрцев, Секретарева, 1983). Наибольшие площади занимают, особенно на правом берегу реки, злаковые чозенники. Верхний ярус высотой до 20 м образован *Chosenia arbutifolia* (40 %);[4] подлесок из *Salix schwerinii*, *Alnus fruticosa*, *Ribes triste* и *Rosa acicularis* выражен слабо. В травяном ярусе господствует *Calamagrostis purpurea* (95 %), изредка встречаются

---

[2] Вид ранее не отмечался в бассейне р. Анадырь.
[3] Новый чукотский вид, описанный В. В. Петровским (1985).
[4] Проективное покрытие вида.

Equisetum arvense subsp. *boreale*, *Bromus pumpellianus*, *Urtica angustifolia*, *Moehringia lateriflora*, *Rubus arcticus*, *Polemonium campanulatum*, *Galium boreale*, *Mulgedium sibiricum*, в сырых понижениях — *Cardamine pratensis* subsp. *angustifolia*, *Chrysosplenium tetrandrum*, *Adoxa moschatellina*. Моховой покров сильно фрагментирован, мхи концентрируются у оснований стволов. Среди злаковых чозенников иногда встречаются поляны с господством в нижнем ярусе *Pyrola incarnata* (85 %). В краевых частях злаковых чозениевых рощ обычно располагаются разнотравно-злаковые чозенники с древесными ивами. Чозения образует разреженный верхний ярус (15—20 %), начинает преобладать *Salix schwerinii* (30 %) высотою 10—12 м. В подлеске и нижнем травяном ярусе встречаются те же виды, что и в злаковых чозенниках, по-прежнему доминирует *Calamagrostis purpurea*, хотя доля разнотравья увеличивается. В наиболее сомкнутых чозенниках травяной ярус сильно фрагментирован, но хорошо развит кустарниковый ярус, где доминируют *Rosa acicularis* (70 %) и *Ribes triste* (20 %).

На левом берегу реки среди зрелого чозениевого леса на поляне расположена подбаза оленеводческого совхоза. Территория вокруг подбазы занята разнотравно-злаковыми сообществами из растений местной флоры, активность которых значительно повышается на участках, испытывающих антропогенное влияние, и сорных растений. Здесь в большом обилии отмечены *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Arctagrostis arundinacea*, *Calamagrostis purpurea*, *Poa pratensis*, *Puccinellia hauptiana*, *Bromus pumpellianus*, *Hordeum jubatum*, *Urtica angustifolia*, *Descurainia sophioides*, *Chamerion angustifolium*, *Artemisia tilesii*, *Mulgedium sibiricum*. По старой вездеходной колее разрослись *Beckmannia syzigachne*, *Callitriche palustris*, *Comastoma tenellum*, *Senecio congestus*. По дорожкам обилен *Polygonum aviculare*, а свалки покрывает *Stellaria media*.

В краевых частях поймы на более высоких уровнях чозения постепенно замещается кустарниковыми ивняками и ерниками. Однако редкостойный чозениевый лес паркового типа еще встречается по высоким и сухим гривам на правом берегу реки, защищенным с севера двумя горными отрогами. В напочвенном покрове между редко стоящими деревьями чозении с плакучей густой кроной господствует *Rhacomitrium canescens*. Среди сомкнутого мохового покрова разбросаны *Astragalus tugarinovii*, *Oxytropis vassilczenkoi* subsp. *substepposa*, *Polemonium boreale*, *Thymus oxyodontus*, *Taraxacum longicorne*, *T. macilentum*.

По иловато-песчаным берегам многочисленных речных проток с замедленным течением отмечаются заросли высоких (10—12 м) древесных ив с господством *Salix schwerinii*, *S. boganidensis*, *S. anadyrensis* и невысокими одиночными деревцами чозении. В травяном ярусе чаще всего доминируют *Calamagrostis purpurea* и *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, из разнотравья обычны *Anemone richardsonii*, *Parnassia palustris* subsp. *neogaea*, *Rubus arcticus*, *Viola epipsiloides*, *Trientalis europaea*, *Polemonium acutiflorum*, *Galium boreale*, *G. trifidum*. Под пологом ив нередко разрастаются *Rosa acicularis* и *Salix hastata*.

При удалении от берега протоки высокоствольные ивняки в ложбинах и западинах краевых участков пойменных террас замещаются густыми трудно проходимыми кустарниковыми зарослями из *Salix pulchra* и *Betula exilis* с *Vaccinium uliginosum*. Здесь также нередки *Salix pseudopentandra* и *Spiraea salicifolia*. При сильном подъеме воды эти понижения заполняются мутной застойной водой. Центральные же сухие участки пойменных террас заняты травяно-кустарничково-лишайниково-моховыми кустарниками. Среди кустарников доминируют *Salix krylovii*, *Betula exilis*, *B. middendorffii*, *B. extremiorientalis*, обильны также *Pentaphylloides fruticosa*, *Rosa acicularis*, реже встречаются *Salix bebbiana*, *S. lanata* subsp. *richardsonii*, *S. pulchra*. В нижнем ярусе обильны кустарнички *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Ledum decumbens*, из травянистых растений обычны *Polygonum tripterocarpum*, *Moehringia lateriflora*, *Aconitum productum*, *Rubus arcticus*, *Potentilla stipularis*, *Sanguisorba officinalis*, *Hedysarum hedysaroides*, *Chamerion angustifolium*, *Pyrola incarnata*, *Valeriana capitata*, *Saussurea oxyodonta*. На полянках преобладают злаки *Helictotrichon dahuricum*, *Calamagrostis holmii*, *Festuca altaica*, *Bromus pumpellianus* и др.

На обследованных участках поймы р. Энмываам отсутствуют тополевые рощи или примеси тополя в чозениевых рощах. Очень редко единичные экземпляры *Populus suaveolens* встречаются в краевых частях зрелых чозениевых рощ.

Парциальная флора поймы р. Энмываам в нижнем течении типично равнинная гипоаркто-бореальная. Здесь нами зарегистрировано около 130 видов, из них 44 вида в иных местообитаниях не встречены. Пойменная флора р. Энмываам богаче известных парциальных флор чозениевых рощ бассейна р. Анадырь, расположенных вне подзоны крупных стлаников (Юрцев, Секретарева, 1983), и значительно обогащена ксерофитными элементами. По сравнению с долиной р. Анадырь в окрестностях пос. Марково (Кожевников, 1978б; Полежаев, Беркутенко, 1982) обеднение флоры поймы р. Энмываам происходит из-за выпадения ряда бореальных видов. По флористическим особенностям и разнообразию сообществ растительность поймы р. Энмываам имеет переходный характер от массивов пойменных лиственных лесов таежной части р. Анадырь к островным чозениевым и тополевым рощам, локализованным на обширных галечных толщах в местах выхода крупных северных притоков р. Анадырь из Чукотского нагорья. По наблюдениям одного из авторов, тополево-чозениевая роща в пойме р. Танюрера в районе устья р. Куйвивеемкэй по видовой насыщенности сообществ и характеру распределения их по элементам рельефа имеет наибольшие черты сходства с растительностью поймы р. Энмываам. Однако флора поймы р. Танюрера заметно обеднена бореальными и ксерофитными элементами.

Нижнее течение р. Энмываам расположено в переходной полосе от области распространения кедрового стланика к собственно тундровой части Южной Чукотки с южными гипоарктическими тундрами в понимании Б. А. Юрцева (1973). Пояс крупных стлаников отчетливо выражен на горных склонах водораздельных сопок между р. Серной и впадиной оз. Чирового на правом берегу р. Энмываам. Кедровый стланик в районе исследований находится на пределе своего распространения, и его сравнительно густые, но низкие заросли занимают ограниченные площади наиболее сухих перегибов склонов невысоких сопок и привершинных уступов. Редкие невысокие (1—1.5 м) кусты *Pinus pumila* встречаются на каменистых россыпях и на вершинах береговых утесов. На полянах среди кедрового стланика обычны различные варианты кустарничково-лишайниковых горных тундр, где господствуют гипоарктические кустарнички, а из травянистых растений чаще всего встречаются *Carex rupestris*, *Coeloglossum viride*, *Polygonum tripterocarpum*, *Anemone sibirica*, *Pedicularis capitata*, *Artemisia glomerata*, *Arnica frigida* и др. В лишайниковом покрове здесь обычны *Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*, *C. islandica*, *C. nivalis*, *Dactylina arctica*, *Thamnolia vermicularis*. На левом берегу реки кедровый стланик не выходит за пределы береговых утесов и сухих склонов высоких надпойменных террас и не встречается на водоразделе с рекой Юрумкувеем.[5]

Значительно бо́льшую ценотическую роль в растительном покрове в районе нижнего течения р. Энмываам играет *Alnus fruticosa*. Высокие (2—3.5 м) густые заросли ольховников покрывают склоны сопок от подножия до привершинных перегибов, отсутствуют только на сухих обдуваемых вершинах, каменистых гребнях и россыпях, на крутых обрывах и южных склонах береговых утесов. В нижних частях восточных и северо-восточных склонов сопок располагаются разнотравно-кустарничково-сфагновые ольховники. В кустарниковом ярусе вместе с *Alnus fruticosa* (80—85 %) представлена *Ribes triste* (55 %) высотою до 1 м. В нижнем ярусе господствуют кустарнички *Ledum palustre* и *Vaccinium uliginosum*. Из трав обильны *Poa arctica*, *Polygonum tripterocarpum*, *Saxifraga nelsoniana*. В сырых понижениях часто встречаются *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata*, *Parnassia palustris* subsp. *neogaea*, *Chrysosplenium tetrandrum*,

---

[5] По устному сообщению зоолога Н. К. Железнова, при движении вниз по течению р. Энмываам первые кусты *Pinus pumila* встречены им на правом берегу реки у гор Каменный Курган и Сторожевая Башня.

Pedicularis lapponica, *Adoxa moschatellina*. Сомкнутый моховой покров сложен в основном сфагновыми мхами. Среднюю часть склона сопок, наибольшую по площади, занимают густые кустарничково-зеленомошные ольховники. В кустарниковом ярусе к *Alnus fruticosa* (90 %) и *Ribes triste* (35—40 %) примешиваются крупные кусты *Betula middendorffii* (10—20 %). В нижнем ярусе по-прежнему доминирует *Ledum palustre* (60—70 %), изредка встречаются *Lycopodium pungens*, *L. selago* subsp. *arcticum*, *Poa arctica*, *Saxifraga nelsoniana*, *Boschniakia rossica*. Моховой покров в основном образуют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Polytrichum commune*. В полосах стока полог ольховника плотно сомкнут, под ним обычно произрастают *Ribes triste* и *Rosa acicularis*. Травянистые растения представлены лишь отдельными экземплярами. Моховой покров сильно разрежен, и отдельные куртинки *Mnium* sp., *Plagiothecium* sp., *Brachytecium* sp. встречаются только у основания стволов. Чаще же в полосах стока формируются мертвопокровные ольховники. На сухих участках в средней части склона отмечаются грушанково-кустарничково-моховые ольховники. Здесь к *Alnus fruticosa* примешивается *Salix glauca* (15 %), в нижнем ярусе доминируют *Ledum decumbens* (70 %) и *Pyrola incarnata* (30 %). В самой верхней части склонов и на низких седловинах представлены разреженные кустарничково-лишайниковые ольховники иногда с редкими кустами *Pinus pumila*. Напочвенный покров составляют гипоарктические кустарнички, редкие травы и лишайники, обычные в сообществах кедрового стланика. Из мхов часто присутствует *Rhytidium rugosum*.

На пологих юго-восточных склонах низких сопок, иногда устойчиво переувлажненных, развиваются более низкорослые кустарничково-осоково-моховые сообщества ольхи с ерником. В нижнем травяно-кустарничковом ярусе обычны *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, *Carex lugens*, *Polygonum tripterocarpum*, *Rubus chamaemorus*, реже встречаются *Lycopodium pungens*, *Arctagrostis arundinacea*, *Poa arctica*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata*, *Claytonia acutifolia*, *Pedicularis labradorica*, *P. lapponica*. Из мхов преобладают *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum* sp.

Выше пояса крупных стлаников представлен собственно гольцовый горно-тундровый пояс. Наиболее широко здесь распространены различные варианты кустарничково-лишайниковых тундр. На крутых каменистых привершинных частях склонов сопок и на щебнистых выровненных обдуваемых вершинах, сложенных породами кислого состава, развиты куртинные дриадово-кустарничково-лишайниковые горные тундры. В них наряду с *Dryas punctata* (20 %) заметную роль играет *Arctous alpina* (5—10 %). В куртинных тундрах постоянно присутствуют *Salix phlebophylla*, *S. sphenophylla*, *Rhododendron parvifolium*, *Empetrum subholarcticum*, *Diapensia obovata*, но роль их значительно скромнее. В микрозападинках встречаются угнетенные формы *Ledum decumbens* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. Единичными экземплярами произрастают травянистые растения — *Hierochloë alpina*, *Trisetum spicatum*, *Poa glauca*, *Festuca brachyphylla*, *F. brevissima*, *Carex rupestris*, *Luzula beringensis*, *Minuartia arctica*, *Silene stenophylla*, *Anemone sibirica*, *Dicentra peregrina*, *Saxifraga funstonii*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis czukotica*, *Pedicularis lanata*, *Antennaria friesiana*, *Artemisia furcata*, *Arnica frigida*. Из лишайников обычны *Stereocaulon alpinum*, *Cetraria cucullata*, *C. nivalis*, *Thamnolia vermicularis* и др.

На сглаженных вершинах водораздельных сопок рек Энмываам и Юрумкувеем, сложенных породами основного состава, и на пологих склонах седловин развиты достаточно сомкнутые кобрезиево-разнотравно-кустарничковые тундры с более разнообразным набором растений. Из кустарничков преобладают *Dryas punctata* и *Salix sphenophylla*, но обычны и остальные вышеназванные виды, характерные для горных тундр. Значительную роль наряду с кустарничками играет *Kobresia myosuroides*. Из других травянистых растений постоянно встречаются *Hierochloë alpina*, *Poa glauca*, *Festuca brachyphylla*, *Carex melanocarpa*, *Luzula confusa*, *Anemone sibirica*, *Saxifraga funstonii*, *S. punctata*, *Astragalus alpinus*, *Oxytropis maydelliana*, *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*, *Pedicularis capitata*, *P. lanata*, *Arnica frigida* и др.

На привершинных частях склонов в западинах, с которых начинаются ложбины стока, где зимой накапливается, а весной замедленно стаивает снег, располагаются сырые осоково-разнотравно-кустарничково-моховые тундры. Они значительно отличаются по видовому составу от горных тундр на вершинах сопок и богаче сходных группировок, представленных в поясе крупных стлаников. Из кустарничков, кроме *Dryas punctata*, здесь часто отмечаются *Salix fuscescens*, *S. tschuktschorum*, *Rhododendron parvifolium*, *Cassiope tetragona*. Очень разнообразен состав травянистых растений: *Arctagrostis arundinacea*, *Poa malacantha*, *Eriophorum triste*, *Carex fuscidula*, *C. ledebouriana*, *C. lugens*, *C. misandra*, *C. vaginata* subsp. *quasivaginata*, *C. williamsii*, *Juncus leucochlamys* var. *borealis*, *Luzula tundricola*, *Tofieldia coccinea*, *Polygonum bistorta* subsp. *ellipticum*, *P. viviparum*, *Claytonia acutifolia*, *Minuartia macrocarpa*, *Eutrema edwardsii*, *Saxifraga cernua*, *S. nelsoniana*, *Pedicularis langsdorffii*, *Valeriana capitata*, *Saussurea tilesii* и др. Моховой покров образуют *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Bartramia pomiformis*, *Ditrichum flexicaule*, *Campylium stellatum*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Cinclidium* sp., *Philonotis* sp. Данные сообщества занимают локальные участки и в исследованном районе встречаются довольно редко.

В районе нижнего течения р. Энмываам в составе флороценотического комплекса сухих щебнистых горных тундр Чукотки (Баландин, 1984) наиболее полно представлены гемиэвритопные виды, значительно меньше здесь гемистенотопных и стенотопных видов. Представители последних — *Papaver microcarpum*, *Saxifraga nivalis*, *Astragalus tugarinovii* — встречены только на каменистых склонах береговых утесов и в пойме реки на сухих галечных гривах. В районе нижнего течения р. Энмываам в сухих горных тундрах отсутствуют виды, тяготеющие к известьсодержащим породам. Своеобразной чертой исследованного района является развитие сомкнутых кобрезиево-разнотравно-кустарничковых горных тундр на сглаженных вершинах сопок, сложенных породами основного состава. Вероятно, кобрезиевые тундры сходного типа в большей степени свойственны восточной части Анадырского нагорья, где имеются обширные массивы выходов палеогеновых коренных пород основного состава. В целом же сообщества кустарничковых горных тундр района нижнего течения р. Энмываам несут ясные ацидофитные черты и сходны с группировками подобного типа, представленными в подзонах южных тундр и крупных стлаников бассейна р. Анадырь.

Активную роль в сложении растительного покрова долины р. Энмываам в районе устьев рек Серной и Шустрой играют виды ксерофитно-петрофитного комплекса. Разнообразные по составу ксеропетрофитные группировки развиты на крутых скалистых береговых утесах, на сухих мелкоземисто-щебнистых участках перегибов склонов и южных гребнях низких сопок. Виды этого комплекса входят также в группировки и сообщества поймы.

На крутом каменистом юго-западном склоне низкого останца на левом берегу р. Энмываам близ устья р. Шустрой отмечены богатые по флористическому составу, но разреженные ксеропетрофитные группировки и травяно-кустарничковые тундростепные сообщества. Здесь произрастают микротермные ксерофиты, мезоксерофиты, ксеромезофиты и ксеропетрофиты: *Selaginella sibirica*, *Bromus pumpellianus*, *Carex obtusata*, *Cerastium arvense*, *C. maximum*, *Pulsatilla multifida*, *Smelowskia alba*, *Potentilla arenosa*, *P. stipularis*, *Vicia macrantha*, *Cnidium cnidiifolium*, *Androsace septentrionalis*, *Artemisia frigida*. Из гемикриоксерофитов и гемикриомезоксерофитов встречаются *Agrostis vinealis* subsp. *kudoi*, *Calamagrostis purpurascens*, *Poa glauca*, *Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum*, *Dianthus repens*, *Ranunculus affinis*, *Draba cinerea*, *Potentilla crebridens* subsp. *hemicryophila*, *Myosotis asiatica*, *Thymus oxyodontus*; из ксеропетрофитов здесь обычны *Woodsia ilvensis*, *Allium strictum*, *Arenaria tschuktschorum*, *Erysimum pallasii*, *Saxifraga kruhsiana*, *Potentilla anadyrensis*, *Artemisia kruhsiana*. Небольшим числом видов представлены и криоксерофиты. Из них наиболее массова *Festuca auriculata*, менее обильны *Stellaria edwardsii*, *Silene stenophylla*, *Papaver microcarpum*, *Draba nivalis*, *Saxifraga funstonii*, *S. nivalis*. Здесь же на микротеррасках с уплотненным мелкоземом растут обычные для горных тундр кустарнички. В трещинах скал не редки *Cystopteris fragilis* и

Saxifraga cernua, среди крупных камней — *Dryopteris fragrans* и *Spiraea stevenii*. По южному полого наклоненному гребню останца на мелкоземистых участках узкой полосой тянутся осочково-разнотравные группировки с *Kobresia myosuroides*, *Carex obtusata*, *C. supina* subsp. *spaniocarpa*, *C. rupestris*, *Rumex graminifolius*, *Lychnis sibirica* subsp. *samojedorum*, *Ranunculus affinis*, *Androsace septentrionalis*, *Polemonium boreale*, *Myosotis asiatica*, *Artemisia laciniatiformis*. Эти группировки на пологом юго-восточном склоне останца постепенно замещаются различными вариантами кустарничковых тундр с большим участием травянистых растений, в том числе и некоторых ксерофитов. Здесь же встречаются сусликовины с пышными злаково-разнотравными луговинами, на которых разрастаются *Calamagrostis purpurea*, *Bromus pumpellianus*, *Ranunculus affinis*, *Corydalis sibirica*, *Potentilla arenosa*, *P.×gorodkovii*, *P. stipularis*, *Chamerion angustifolium* и др. Ниже по склону располагаются осоково-кустарничково-моховые ерники с редкими кустами *Alnus fruticosa*. В травяном покрове только этих сообществ были найдены *Gastrolychnis angustiflora* subsp. *tenella*, *Armeria arctica*.

Виды ксерофитно-петрофитного комплекса богато представлены и на правом берегу р. Энмываам ниже устья р. Серной. Из не отмеченных ранее видов на крутом каменистом восточном склоне берегового утеса обильно встречаются *Polygonum laxmannii*, *Silene repens*, *Galium verum*, *Taraxacum korjakorum*, *T. soczavae*. Но наиболее активны здесь полукустарнички *Artemisia frigida* и *A. kruhsiana*, а также *Festuca auriculata*, которые обычны и на вершине останца.

В привершинной части южного склона невысокой сопки на водоразделе с долиной р. Юрумкувеем был встречен *Juniperus sibirica*. Стелющиеся кусты можжевельника растут на крупнокаменистых россыпях в непосредственной близости с *Salix tschuktschorum*, занимающей подсклоновое понижение.

Особенности анадырского ксерофитного комплекса в плане сравнения с колымским и чукотским сжато охарактеризованы Юрцевым (1981). Районы наибольшего «остепнения» в бассейне р. Анадырь отмечаются на западном макросклоне хр. Пекульней, в Усть-Бельских горах, на южных отрогах Чукотского нагорья в верховьях р. Танюрер. Повышенная доля ксерофитов в местных флорах этих районов непосредственно связана с выходами основных или ультраосновных пород. С учетом новейших флористических данных анадырский ксерофитный комплекс включает около 150 таксонов. Большинство из них (около 90 видов) является общим для таежных, крупностланиковых и тундровых районов бассейна р. Анадырь, причем общее число видов ксерофитного комплекса в локальных флорах очень близко в различных подзонах. Так, в подзоне крупных стлаников комплекс ксерофитов во флоре среднего течения р. Северный Пекульнейвеем насчитывает 83 таксона, в окрестностях пос. Утесики — 88 и пос. Отрожный — 76. В подзоне южных гипоарктических тундр во флоре окрестностей оз. Бараньего этот показатель составляет 81 таксон, а в окрестностях оз. Безымянного — 80. Флора нижнего течения р. Энмываам включает 76 таксонов ксерофитного комплекса. Здесь наиболее полно представлена группа видов, общая для таежной и крупностланиковой подзон бассейна р. Анадырь, и не найдены виды, общие для подзоны стлаников и южных гипоарктических тундр. Особенностью местной флоры является преобладание в ксерофитном комплексе групп микротермных и гемикриофильных видов над криоксерофитами, которые представлены всего 21 видом.

В бассейне р. Анадырь, как и во всех районах Северо-Востока СССР с реликтовым распространением степных комплексов, формирование собственно степных сообществ, ксеропетрофитных группировок, остепненных сообществ пойменных и горных экотопов осуществляется относительно небольшим числом общих широко распространенных видов. Однако к ним обычно добавляются и виды, имеющие дизъюнктивное распространение и в местах своего нахождения приуроченные к немногим местообитаниям, поэтому даже в одной местности сходные, но изолированные ксеротермные экотопы имеют не полностью идентичный набор ксерофитов. В нижнем течении р. Энмываам почти весь комплекс ксерофитов местной флоры представлен в двух разобщенных ксеротермных урочищах. На левом берегу реки на низкой останцовой сопке зарегистрированы 45 ксерофитов, а на правом, на вершине и крутом склоне берегового утеса, — 35.

Основная группа криоксерофитов представлена в сухих кустарничковых тундрах на вершинах сопок или на каменистых россыпях горных склонов южной экспозиции. Значительная группа микротермных и гемикриоксерофильных видов встречается в злаково-разнотравных кустарниках на сухих гривах и в открытых группировках на сухих галечниках в пойме реки.

В растительном покрове района нижнего течения р. Энмываам отсутствуют настоящие нивальные сообщества. В местной флоре насчитывается всего 17 таксонов нивального комплекса Чукотской тундры (Разживин, 1983). Большинство видов, составляющих нивальный комплекс в исследованном нами районе, за исключением *Poa paucispicula*, представлено гемихионофитами. Обычно они встречаются по сырым берегам ручьев и речек, на заиленных галечниках, в пойменных луговинах и кустарниках, в чозениевых рощах, в понижениях на горных склонах. В злаково-разнотравных луговинах по берегам ручьев, стекающих с пологих увалов и прорезающих высокую надпойменную террасу, произрастают в значительном обилии *Poa paucispicula*, *Parnassia kotzebuei*, *Saxifraga nelsoniana*, *Viola epipsiloides*, *Gentiana glauca*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*. В разнотравно-кустарничковых гипоарктических тундрах у подножий привершинных уступов, по водосборным ложбинам у верхней границы пояса стлаников встречаются *Salix tschuktschorum*, *Cassiope tetragona*. Последний вид отмечается и в разреженных ольховниках на склонах сопок. Отсутствие сложившихся нивальных сообществ или их фрагментов подчеркивает континентальные черты климата района нижнего течения р. Энмываам и отражает незначительное перераспределение снежного покрова в зимнее время по элементам рельефа.

В заключение еще раз подчеркнем, что растительный покров нижнего течения р. Энмываам носит переходный характер от подзоны крупных стлаников к южным гипоарктическим тундрам. С первой подзоной данный район сближают присутствие в пойме чозениевых лесов с обилием бореальных видов, развитие мощных зарослей стлаников по склонам сопок; с континентальным сектором данной подзоны — наличие общих видов ксерофитно-петрофитного комплекса, отсутствие настоящих нивальных сообществ. С другой стороны, увеличение ценотической роли ольховника в растительном покрове при незначительной роли кедрового стланика сближает район исследования с южными гипоарктическими тундрами.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. Т. 9. Л.: Наука, 1984. 334 с. — *Баландин С. А.* Сухие щебнистые горные тундры Чукотки: Автореф. дис.. . . канд. биол. наук. М., 1984. 23 с. — *Васильев В. Н.* Растительность Анадырского края. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 216 с. — *Кожевников Ю. П.* Вниз по Майну и Анадырю от с. Ваеги до с. Усть-Белая. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 4, с. 597—610. — *Кожевников Ю. П.* Ботанико-экологические наблюдения в районе города Анадырь в 1974 г. — В кн.: Флора и растительность Чукотки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978а, с. 3—29. — *Кожевников Ю. П.* Растительность и флора окрестностей пос. Марково (бассейн реки Анадырь). — В кн.: Флора и растительность Чукотки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978б, с. 30—52. — *Кожевников Ю. П.* Соотношение видов сосудистых растений северной тайги и лесотундры в средней части бассейна р. Анадырь. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 361—367. — *Кожевников Ю. П.* Сравнительный анализ флоры и растительности профилей пос. Марково—Русские горы и пос. Ваеги—Алганский кряж. — В кн.: Биология растений и флора севера Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 48—64. — *Петровский В. В.* Три новых вида рода *Papaver* (*Papaveraceae*) с северо-востока Азии. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 113—117. — *Полежаев А. Н.*, *Беркутенко А. Н.* Сосудистые растения верховий р. Анадырь. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1400—1408. — *Полежаев А. Н.*, *Хохряков А. П.*, *Беркутенко А. Н.* К флоре верховий реки Анадырь. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 11, с. 1628—1632. — *Полежаев А. Н.*, *Хохряков А. П.*, *Беркутенко А. Н.* О флоре и растительности верховий р. Еропол (на границе Корякии и Чукотки). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 431—436. — *Разживин В. Ю.* Нивальная растительность Чукотской тундры: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Л., 1983. 20 с. — *Сочава В. Б.* О пятнистых тундрах Анадырского края. — Тр. Полярн. комис. Л. Т. 2, 1930, с. 51—68. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 7, с. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки. — В кн.: Комаровские чтения. Вып. 26. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 3—62. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Юрцев Б. А.*, *Коробков А. А.* Флористические находки в бассейне Анадыря (1977 г.). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 5, с. 609—622. — *Юрцев Б. А.*, *Секретарева Н. А.* Тнеквеемская чозениевая роща

на севере Нижнеанадырской низменности. — В кн.: Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М.: Наука, 1983, с. 232—248. — *Юрцев Б. А.*, *Петровский В. В.*, *Коробков А. А. и др.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979а, т. 84, вып. 5, с. 111—122. — *Юрцев Б. А.*, *Петровский В. В.*, *Коробков А. А. и др.* Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. II. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979б, т. 84, вып. 6, с. 74—83. — *Юрцев Б. А.*, *Толмачев А. И.*, *Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978, с. 9—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 IV 1985.

SUMMARY

The region examined is located in the transition belt from the subzone of massive elfin wood formation up to the hypoarctic tundra; this is accompanied by the decrease of the *Pinus pumila* role and the increased role of *Alnus fruticosa*. Due to the presence of *Chosenia* forests and the abundance of boreal species in fluvial plain the region resembles the districts of massive elfin wood formation and taiga of the Anadyr river drainage basin. The continentality of the climate increases the role of xerophytic-petrophytic complex in the composition of vegetation cover and leads to disappearance of pronounced nival associations. Acydophytes predominate in mountain tundra of this belt.

УДК 581.132 : 581.526.53 (517.3)

Н. Н. Слемнев

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ ВОСТОЧНОГО ХАНГАЯ)

N. N. SLEMNEV. THE PHYTOCOENOTICAL ASPECTS OF THE PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF PLANTS (WITH SPECIAL REFERENCE TO STEPPE PLANTS OF EAST HANGAI)

Изучена фотосинтетическая способность 27 видов растений Восточного Хангая — доминантов и содоминантов степей низкогорно-среднегорного пояса. Получена линейная положительная связь интенсивности фотосинтеза с концентрацией хлорофилла в листьях. Показатели зависимости фотосинтеза от факторов внешней среды использованы (с применением системного синтеза) для оценки взаимоотношений растений в фитоценозах и степени их приспособленности к условиям местообитания.

Идея о необходимости экологического исследования физиологических процессов для понимания жизнедеятельности растений зародилась еще в прошлом веке задолго до введения и трактовки самого понятия «экология». Она принадлежит швейцарскому ботанику О. Ш. Декандолю и русскому ботанику А. Н. Бекетову (Шенников, 1950; Горышина, 1979). Однако значение эколого-физиологических работ для целей фитоценологии стало возможным оценить лишь только после развития учения о растительных сообществах, организации стационарного комплексного исследования растительности (Сукачев, 1915, 1919) и разработки полевых методов изучения важнейших физиологических функций растений (Вознесенский и др., 1965).

Большой вклад в развитие экологических исследований фотосинтеза растений естественных наземных экосистем внес О. В. Заленский. Он разработал принципиально новые подходы как в организации исследований данного направления, так и в выборе показателей и методов, характеризующих фотосинтез, четко определил цели и задачи работ (Заленский, 1954, 1956, 1963; Заленский и др., 1961). Были заложены основы ботанико-географического изучения ассимиляционной деятельности растений разных биомов нашей страны (Заленский, 1977, 1982).

Экологические исследования фотосинтеза дикорастущих растений нашли свое продолжение в Монголии,[1] где с 1970 г. они ведутся также в широком географическом аспекте в разных типах растительности.

В настоящей работе приведены сведения о фотосинтетической деятельности растений степей Восточного Хангая. В задачу ее входили выявление особенностей и закономерностей изменений фотосинтеза в связи с факторами среды, а также поиск новых информационных возможностей разных его показателей.

Объекты и методы

Экологические исследования фотосинтеза растений степей Восточного Хангая мы начали в 1972 г. В течение вегетационного периода проводили периодические наблюдения над дневной динамикой потенциальной (ПИФ) и видимой (ВИФ) интенсивностями фотосинтеза кондуктометрическим (Вознесенский,

[1] Из работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

1971) и радиометрическим (Вознесенский и др., 1965) методами. Изучали также зависимость ПИФ от освещенности. Объектами служили 14 видов растений, произрастающих в трех сообществах — разнотравно-мелкодерновиннозлаково-тырсовом, богаторазнотравно-байкальскоковыльном и петрофитноразнотравно-типчаковом (соответственно «степное», «ковыльное» и «петрофитное» сообщества). Природные условия (орография поверхности, почвы, климат, растительность и т. д.) района исследования подробно описаны в книге «Горная лесостепь Восточного Хангая» (1983). Два вида — *Allium bidentatum* и *Stellera chamaejasme* — были исследованы соответственно в двух и трех сообществах. В 1974 и 1975 гг. число объектов было дополнено еще 13 видами, у которых измеряли только ПИФ в единичных опытах. Из них 9 видов были взяты в ковыльном сообществе и 4 — в степном и карагановом (караганово-мелкодерновиннозлаково-тырсовом). В 1975 г. у основных объектов определена концентрация хлорофилла. В 1978 г. работа была завершена изучением зависимости ПИФ от уровня освещенности и температуры у 8 растений в ковыльном и степном сообществах. В итоге были исследованы 27 видов растений, принадлежащих к 10 семействам, в том числе 21 вид из семейств *Asteraceae*, *Fabaceae*, *Poaceae* и *Rosaceae*. Всего получены 56 дневных ходов ПИФ и 41 — ВИФ, сняты 47 световых и 24 температурные кривые ПИФ, что вместе с единичными опытами составляет около 2000 измерений ПИФ и 700 — ВИФ.

Результаты исследования и обсуждение

Рассматривая дневную динамику фотосинтеза растений Восточного Хангая, необходимо подчеркнуть, что им не свойственна широкая амплитуда количественных изменений ПИФ и ВИФ, которая характерна, например, для растений пустынной степи Северной Гоби (Слемнев, 1980; «Пустынные степи. . .», 1981). При любых сочетаниях внешних и внутренних факторов у растений степей Хангая не обнаружено ни одного случая такой глубокой депрессии ВИФ, которая сопровождалась бы выделением CO_2.

В основном дневная динамика фотосинтеза изученных растений определяется интенсивностью солнечной радиации. В облачные дни и дни с переменной облачностью усвоение CO_2 коррелирует с изменениями освещенности (рис. 1, *А*). Подобную сопряженность с ходом освещенности мы наблюдаем и в безоблачные нежаркие дни (с максимальной температурой воздуха около 20 °C) (рис. 1, *Б*). Заметим, что при этом разные растения проявляют идентичность реакции на комплекс внешних воздействий. Вместе с тем в отдельных случаях при сходных световых и температурных условиях (безоблачные нежаркие дни) идентичность реакции нарушается и у некоторых видов появляются признаки депрессии фотосинтеза, особенно видимого (рис. 2), причем степень депрессии бывает близка к той, которая отмечена в жаркие безоблачные дни, когда максимальная температура воздуха составляет 25° и выше (рис. 1, *В*; 3).

По-видимому, снижение фотосинтеза в приведенных примерах обусловлено действием и последействием на ассимиляционный аппарат двух ведущих факторов внешней среды — высокой температуры и дефицита влаги. Чтобы это доказать и понять разный характер проявления депрессии фотосинтеза у разных видов растений при равных внешних условиях, необходимо рассмотреть прямые и косвенные связи их фотосинтеза с факторами внешней среды.

По отношению к солнечной радиации растения разных типов степей существенно не различаются между собой. При отсутствии лимитирования со стороны других факторов потенциальный фотосинтез растений степей Хангая не насыщается светом самых максимальных интенсивностей (в условиях Монголии — около 100 тыс. лк) (табл. 1). При естественной концентрации CO_2 связь интенсивности фотосинтеза со светом, построенная по данным дневных изменений («экологические кривые»), аналогична по характеру. Из рис. 1—3 видно, что дневной максимум ВИФ совпадает с максимумом ПИФ и везде наступает при полном или почти полном солнечном свете.

Приведенные в табл. 1 величины насыщения или его отсутствие характеризуют только высокую степень светолюбия растений и светоустойчивость их фотосинтетического аппарата, но не отражают формы зависимости фотосинтеза

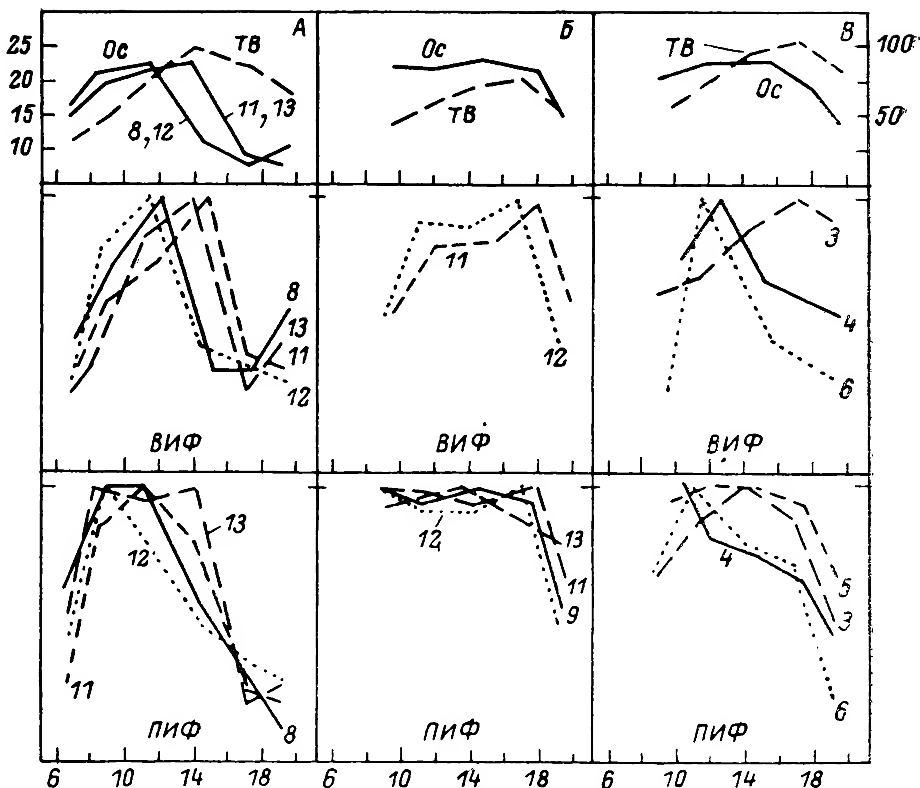


Рис. 1. Дневные изменения освещенности (*Ос*), температуры воздуха (*ТВ*), видимой (*ВИФ*) и потенциальной (*ПИФ*) интенсивности фотосинтеза.

Здесь и на рис. 2: *на оси абсцисс* — время дня, ч; *на осях ординат*: *слева* — температура, °С, *справа* — освещенность, тыс. лк; ВИФ и ПИФ выражены в относительных единицах от дневного максимума. Сообщества: *А* и *Б* — ковыльное, 8 VII и 20 VII 1972; *В* — степное, 3 VIII 1972. Здесь и на следующих рисунках: *цифры у кривых или точек* соответствуют порядковому номеру растений в табл. 2.

от света, т. е. реакции его на весь диапазон световых условий. В этом плане более информативным показателем является относительная величина фотосинтеза при интенсивности света, равной половине полного солнечного $Ф_{отн}$. Данный показатель свидетельствует о коэффициенте использования фотосинтезом света малых интенсивностей, т. е. по сути дела отражает угол наклона световой кривой поглощения CO_2. В табл. 1 растения по сообществам расположены в порядке возрастания средней для вида $Ф_{отн}$. В степном сообществе $Ф_{отн}$ составляет 60 % у *Stellera chamaejasme* и 94 % у *Cleistogenes squarrosa*. У других растений $Ф_{отн}$ варьирует от 70 до 75 %. В ковыльном и петрофитном сообществах наименьшую величину $Ф_{отн}$ также имеет *Stellera chamaejasme* (58 и 62 %), а наибольшую — *Stipa baicalensis* (80 %) и *Allium bidentatum* (72 %). Диапазон варьирования $Ф_{отн}$ у остальных растений очень узок и составляет 63—68 % в обоих сообществах. У одних и тех же растений (*A. bidentatum*, *Stellera chamaejasme*) в различных условиях местообитания значения $Ф_{отн}$ изменяются мало или одинаковы (см. табл. 1).

Таким образом, исходя из приведенных результатов изучения реакции растений на свет и учитывая преобладание облачной погоды в Восточном Хангае, особенно в годы, оптимальные по увлажнению, следует признать, что недостаток света может выступать как фактор, лимитирующий фотосинтез и продуктивность растений в данном регионе.

Оценку влияния температуры на фотосинтез и в конечном счете на жизнедеятельность растений мы производили двумя способами — экспериментальным и путем построения связи ПИФ и ВИФ с температурой по данным их дневных изменений и единичных измерений. Опыты по изучению зависимости ПИФ от температуры вели в течение вегетационного периода в 1978 г. (степное сообщество — 26 июня, 25 июля, 16 августа; ковыльное сообщество — 4 июля,

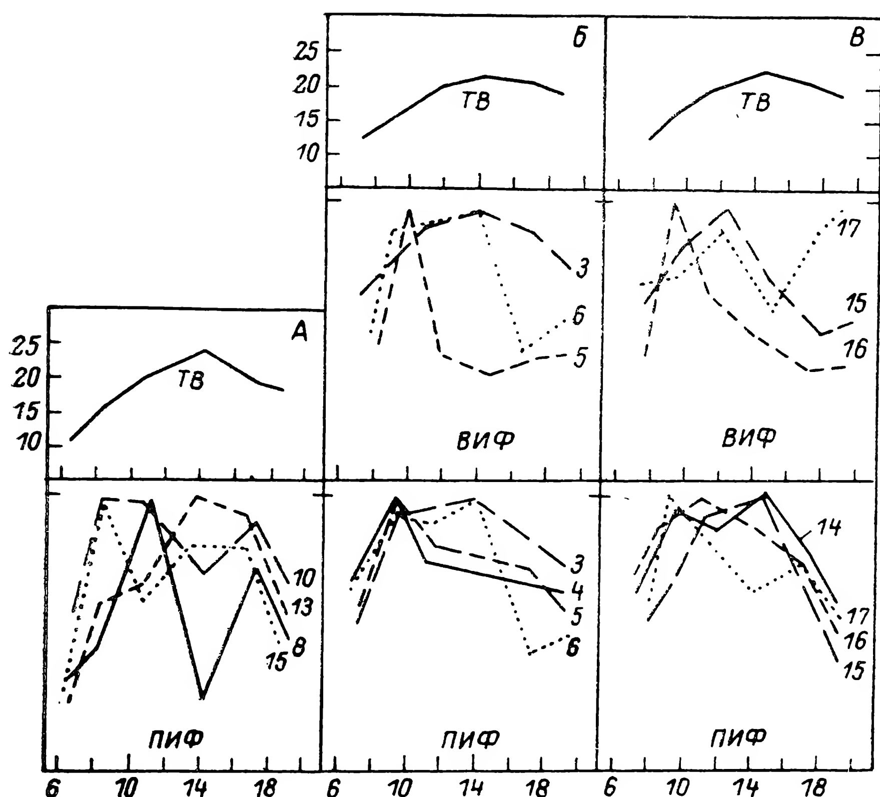


Рис. 2. Дневные изменения температуры воздуха (*ТВ*), видимой (*ВИФ*) и потенциальной (*ПИФ*) интенсивности фотосинтеза в ясные солнечные дни.

Сообщества: *А* — ковыльное, 28 VI 1972; *Б* — степное, 14 VII 1972; *В* — петрофитное, 6 VIII 1972.

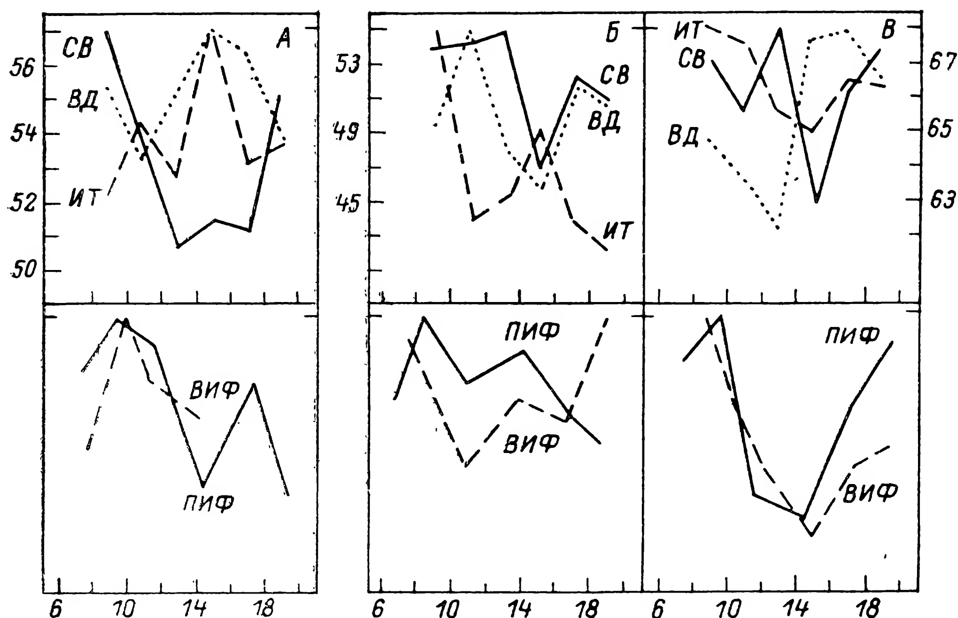


Рис. 3. Дневные изменения интенсивности транспирации (*ИТ*), водного дефицита (*ВД*), содержания воды (*СВ*), видимой (*ВИФ*) и потенциальной (*ПИФ*) интенсивности фотосинтеза в ясный солнечный и жаркий (максимальная температура 30°) день 31 VII 1972 в ковыльном сообществе.

На оси абсцисс — то же, что на рис. 1; *на оси ординат* — содержание воды, % сыр. веса; *ИТ*, *ВД*, *ВИФ*, *ПИФ* — в относительных единицах от дневного максимума. *А* — *Festuca kryloviana*, *Б* — *Carex pediformis*, *В* — *Sanguisorba officinalis*.

ТАБЛИЦА 1

Данные о зависимости потенциальной интенсивности фотосинтеза растений сообществ степей Восточного Хангая от освещенности

Вид	Дата	Температура воздуха, °C	Световое насыщение, тыс. лк	Максимальная ПИФ, мг CO_2/г сух. массы · ч	$Ф_{отн}$
		Степное			
Stellera chamaejasme	4 VII 1972	15.5	Нет	60	62 (60)
	1 VII 1978	20.2	»	31	61
	3 VIII 1978	23.8	80	33	58
Artemisia frigida	4 VII 1972	14.5	Нет	45	86 (70)
	26 VII 1972	22.0	»	52	63
	1 VII 1978	14.8	»	30	67
	3 VIII 1978	22.0	80	10	63
Koeleria cristata	4 VII 1972	16.0	80	47	92 (72)
	26 VII 1972	23.0	Нет	50	68
	1 VII 1978	16.8	»	30	65
	3 VIII 1978	23.0	»	6	62
Allium bidentatum	4 VII 1972	18.0	»	40	74 (72)
	26 VII 1972	18.5	»	46	69
Astragalus inopinatus	4 VII 1972	15.0	»	60	83 (73)
	26 VII 1972	19.4	»	66	64
Stipa krylovii	4 VII 1972	14.0	50	32	95 (75)
	26 VII 1972	20.2	80	24	87
	1 VII 1978	15.5	Нет	31	58
	3 VIII 1978	20.5	»	5	60
Cleistogenes squarrosa	26 VII 1972	24.0	50	11	94
		Ковыльное			
Stellera chamaejasme	25 VI 1972	20.5	Нет	30	56 (58)
	23 VII 1972	23.0	»	49	61
Dasiphora fruticosa	25 VI 1972	22.0	»	26	69 (63)
	23 VII 1972	21.2	80	57	74
	4 VII 1978	17.5	Нет	24	59
	5 VIII 1978	20.8	»	30	50
Sanguisorba officinalis	25 VI 1972	22.0	»	56	50 (66)
	23 VII 1972	20.5	80	104	65
	4 VII 1978	19.5	80	56	74
	5 VIII 1978	23.4	80	54	74
Carex pediformis	27 VI 1972	26.0	Нет	32	77 (68)
	23 VII 1972	23.0	»	40	71
	4 VII 1978	20.5	80	42	73
	5 VIII 1978	23.8	Нет	44	50
Festuca kryloviana	26 VI 1972	26.5	»	21	63 (68)
	23 VII 1972	22.0	»	27	81
	4 VII 1978	19.2	»	18	67
	5 VIII 1978	21.6	80	23	62
Stipa baicalensis	25 VI 1972	20.8	Нет	15	63 (80)
	23 VII 1972	19.8	50	22	96
		Петрофитное			
Stellera chamaejasme	23 VII 1972	24.0	Нет	40	62
Pedicularis achilleifolia	27 VI 1972	26.0	»	31	51 (64)
	23 VII 1972	22.5	80	41	76
Chamaerhodos altaica	26 VI 1972	26.5	Нет	17	58 (65)
	23 VII 1972	23.0	80	37	72
Allium bidentatum	27 VI 1972	26.0	Нет	20	66 (72)
	23 VII 1972	18.0	80	43	77

Примечание. $Ф_{отн}$ — фотосинтез при половине полного солнечного света, в процентах от максимального (в скобках — средняя величина $Ф_{отн}$ для вида).

1 и 19 августа); в табл. 2 показаны диапазоны изменений температуры оптимальной $T_{опт}$ и максимальной $T_{макс}$[2] для фотосинтеза. В основном низкие значения этих показателей соответствуют началу вегетации, а высокие — середине. Сдвиг $T_{опт}$ и $T_{макс}$, вероятно, является реакцией растений на изменение пред-

[2] За $T_{макс}$ бралась та температура, при которой фотосинтез составляет 10 % от максимального для каждой температурной кривой (Слемнев, 1983).

ТАБЛИЦА 2

Некоторые показатели фотосинтеза растений сообществ степей Восточного Хангая

№ п/п	Вид	Максимальные		Температура ПИФ, °С		Реализация фотосинтетической способности, %		Содержание хлорофилла, мг/г сух. массы
		ПИФ	ВИФ	оптимальная	максимальная	1972	1978	
		мг CO_2/г сух. массы · ч						
				Степное				
1	*Stellera chamaejasme*	96	17.6	15—30 (23—24)	36—45	70	39	5.8
2	*Astragalus inopinatus*	75	23.9	(22—25)	—	89	—	4.8
3	*Artemisia frigida*	67	18.0	10—25 (23—25)	38—45	75	48	3.7
4	*Allium bidentatum*	55	16.0	(18—20)	—	82	—	—
5	*Koeleria cristata*	50	19.0	15—30 (20—23)	36—46	94	44	3.6
6	*Stipa krylovii*	36	12.0	10—20 (20—22)	27—40	89	68	3.2
7	*Cleistogenes squarrosa*	30	16.2	—	—	—	—	3.5
				Ковыльное				
8	*Sanguisorba officinalis*	111	24.4	10—25 (18—20)	34—40	62	51	6.5
9	*Stellera chamaejasme*	68	24.8	(21)	—	63	—	—
10	*Dasiphora fruticosa*	57	14.2	15—20 (20—21)	38—40	75	44	3.8
11	*Carex pediformis*	53	12.5	10—20 (20—22)	40—45	84	68	3.4
12	*Festuca kryloviana*	30	16.3	10—25 (15—23)	38—42	92	59	2.3
13	*Stipa baicalensis*	30	8.8	(20—23)	—	73	—	2.7
				Петрофитное				
14	*Stellera chamaejasme*	62	17.4	(16)	—	51	—	—
15	*Allium bidentatum*	56	13.2	(21)	—	80	—	4.1
16	*Pedicularis achilleifolia*	52	16.4	(18—20)	—	82	—	5.0
17	*Chamaerhodos altaica*	42	12.8	(16—18)	—	87	—	3.3

П р и м е ч а н и е. В скобках — температура, оптимальная для фотосинтеза, полученная по данным дневных изменений фотосинтеза (по экологическим кривым).

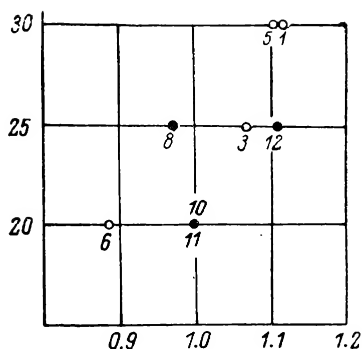


Рис. 4. Связь между оптимальной температурой и теплоустойчивостью потенциального фотосинтеза у разных видов.

На оси абсцисс — теплоустойчивость, отн. ед.; *на оси ординат* — температура, °С.

шествующих температурных условий. Величины $T_{опт}$ по экологическим кривым получены главным образом в 1972 г. за период со 2 июля по 7 августа на степном участке и с 26 июня по 6 августа — на ковыльном. Близость этих величин максимальным экспериментальным, очевидно, объясняется тем, что исследование дневной динамики фотосинтеза мы приурочивали к ясным солнечным и, как правило, теплым дням.

Из табл. 2 следует, что у растений, произрастающих примерно в одних и тех же термических условиях, реакция на температуру неоднозначна. Особенно велики различия по $T_{опт}$ и самые большие ее величины свойственны представителям степного сообщества: она варьирует от 20° у *Allium bidentatum* и *Stipa krylovii* до 30° у *Stellera chamaejasme* и *Koeleria cristata*. Высокие значения $T_{опт}$ присущи также *Artemisia frigida* и *Astragalus inopinatus*. В ковыльном сообществе диапазон $T_{опт}$ у разных видов значительно уже — 21—25°. Наименьшими величинами $T_{опт}$ (только по экологическим кривым) характеризуется петрофитное сообщество — 16—21°.

Если по $T_{опт}$ дифференциация между видами в сообществе и особенно между видами разных сообществ значительна, то по $T_{макс}$ она несколько сглаживается. Как в степном, так и в ковыльном сообществах самые большие величины $T_{макс}$ изменяются у разных видов от 40 до 45—46°.

Наиболее информативной и полной интегральной характеристикой отношения растений к супероптимальным температурам в летний период вегетации является величина теплоустойчивости, под которой мы подразумеваем реакцию фотосинтеза на весь интервал температур от $T_{опт}$ до $T_{макс}$. Мы предлагаем вычислять этот показатель путем деления единицы на величину площади, ограниченной с одной стороны правой частью температурных кривых, приведенных к одному масштабу для всех видов, и с другой — линией, перпендикулярной оси абсцисс в точке, лежащей за пределами самой большой величины $T_{макс}$ (в данном исследовании точка соответствовала 60°, так как одновременно мы оценивали теплоустойчивость ПИФ растений пустынной зоны МНР).

На рис. 4, где показана связь между $T_{опт}$ и теплоустойчивостью, видна направленность возрастания теплоустойчивости с увеличением $T_{опт}$, хотя на каждом уровне $T_{опт}$ теплоустойчивость фотосинтеза разных видов неодинакова.

Узкий диапазон изменений $T_{макс}$, а также теплоустойчивости, свойственный одному растению и разным растениям, произрастающим в сообществах со сходным температурным режимом, означает, что именно эти показатели отражают температурные условия обитания видов. С другой стороны, широкий размах варьирования $T_{опт}$ у разных видов в сообществах свидетельствует о том, что температура (или температурная зона), оптимальная для фотосинтеза отдельного вида, сопряжена, по-видимому, с температурными условиями его формирования, а не современного обитания.

Имея количественные характеристики зависимости фотосинтеза от температуры, можно подойти к объяснению причин разной дневной динамики фотосинтеза у разных растений при одинаковых условиях внешней среды. Так, например, 3 VIII 1972 при максимальной температуре воздуха 26° в степном сообществе форма дневных изменений фотосинтеза растений отражает их отношение к температуре (см. рис. 1, *В*). *Koeleria cristata* и *Artemisia frigida*, у которых $T_{опт}$ и теплоустойчивость составляют соответственно 30° и 1.106, 25° и 1.068, не обнаруживают депрессии фотосинтеза. В то же время *Allium bidentatum* и *Stipa krylovii*, имеющие более низкие $T_{опт}$ (20°) и теплоустойчи-

вость (*S. krylovii* — 0.863), проявляют признаки депрессии ПИФ и ВИФ после позднеутреннего максимума. Менее тесная связь между $T_{опт}$, теплоустойчивостью и степенью депрессии фотосинтеза в полуденное время прослеживается в ковыльном сообществе, когда температура воздуха достигает 30° (см. рис. 3). Здесь воздействие температуры на фотосинтез перекрывается нарушением водного режима листьев растений,[3] изменения которого у них неоднозначны. Если у *Festuca kryloviana* полуденная депрессия фотосинтеза сопровождается резким снижением содержания воды, возрастанием интенсивности транспирации и водного дефицита, т. е. связь фотосинтеза положительная с первым показателем и отрицательная с двумя другими, то у *Carex pediformis* и *Sanguisorba officinalis* наблюдается положительная связь фотосинтеза с интенсивностью транспирации. Это явление может свидетельствовать о возрастании роли устьичных движений в регуляции усвоения CO_2 у двух последних видов (Слемнев, 1982). В листьях *Carex pediformis* устьица закрываются с 9 до 11 и с 15 до 17 ч. В эти промежутки времени интенсивность транспирации резко падает, а обводненность листьев возрастает (см. рис. 3, *Б*). Изменения водного дефицита находятся в противофазе с транспирацией с отставанием времени наступления максимума на 2 ч. У *Sanguisorba officinalis* (см. рис. 3, *В*) устьичные движения также играют определенную роль в резком снижении усвоения CO_2, особенно в самом начале депрессии, когда транспирация и водный дефицит падают, а содержание воды увеличивается (с 11 до 13 ч). По аналогии с описанными примерами можно предполагать, что полуденное снижение фотосинтеза в дни с относительно невысокой максимальной температурой (см. рис. 2, *Б*, *В*) также обусловлено нарушением водного баланса растений, но в основе его, вероятно, лежат предшествующие опыту неблагоприятные условия — скорее всего дефицит влаги в воздухе и почве.

При анализе особенностей изменений усвоения CO_2 в дни, когда оно лимитируется внешними или внутренними факторами, обращает на себя внимание факт, что у некоторых видов степень депрессии ВИФ больше, нежели ПИФ (*Stipa krylovii* — рис. 1, *В*; *Koeleria cristata* — рис. 2, *Б*; *Allium bidentatum*, *Pedicularis achilleifolia* — рис. 2, *В*; *Carex pediformis* — рис. 3, *Б*). Очевидно, бо́льшая степень депрессии ВИФ в стрессовых ситуациях объясняется усилением выделения CO_2 при дыхании в общем газообмене.

Наиболее существенно изученные растения различаются между собой по показателям фотосинтетической способности. В табл. 2 и 3 сведены значения ПИФ и ВИФ по данным периодических и единичных измерений для 27 видов растений степей Хангая по сравнению с периодическими наблюдениями в сухой степи МНР и единичными — в Забайкалье, проведенными А. И. Спивак (1977). Максимальная ПИФ 14 растений по результатам периодических исследований варьирует в пределах от 30 до 111, а ВИФ — от 8.8 до 24.8 мг CO_2/г·ч (см. табл. 2). Единично измеренная ПИФ у 13 видов (см. табл. 3) колеблется от 26 (*Vicia amoena*) до 72 (*Schizonepeta multifida*) мг CO_2/г·ч. Широкий размах величин приведенных показателей у разных растений свойствен также ключевым сообществам исследованных типов степей. Вместе с тем, как видно из табл. 2 и 3, значения максимальных ПИФ и ВИФ в большинстве случаев различны у одного и того же вида в разных местообитаниях (примерами тому могут служить *Stellera chamaejasme* из трех сообществ и виды, произрастающие в горной лесостепи и сухой степи МНР, а также в Забайкалье), тогда как по классическим представлениям (Заленский, 1963, 1982) они должны быть одинаковы.

В основе наблюдаемых различий в интенсивности фотосинтеза могут лежать как онтогенетические изменения ассимилирующих органов, так и изменения факторов внешней среды. В аридных условиях Монголии и Забайкалья к последним относятся влажность почвы и температура воздуха и производные от них — влажность воздуха и водный баланс листьев. На основании большого экологического и экспериментального материала по фотосинтезу растений пустынной степи Северной и остепненной пустыни Заалтайской Гоби в МНР мы показали (Слемнев, 1980; «Пустынные степи. . .», 1981; Слемнев, Болд, 1983), что варьирование интенсивности фотосинтеза у одного вида в сезонном

[3] Данные по водному режиму растений получены Н. Н. Измайловой.

ТАБЛИЦА 3

Максимальная интенсивность фотосинтеза растений степей Монголии и Забайкалья мг CO_2/г сух. массы·ч

Вид	Монголия					Забайкалье (Спивак, 1977)
	горная лесостепь			сухая степь		
	сообщество	ПИФ	ВИФ	ПИФ	ВИФ	ПИФ
Agropyron cristatum	3, 4	30	—	40	8.6	—
Allium bidentatum	2, 3	56	16.0	36	12.4	—
Artemisia frigida	3	67	18.0	48	15.7	49
A. laciniata	1	46	—	—	—	50
Caragana microphylla	4	40	—	57	20.0	21
C. stenophylla	4	29	—	—	—	—
Carex pediformis	1	53	12.5	25	—	78
Cleistogenes squarrosa	3	30	16.2	31	13.7	—
Festuca kryloviana	1	28	—	—	—	27
Koeleria cristata	3	50	19.0	39	13.1	24
Leymus chinensis	3, 4	33	—	72	15.8	50
Oxytropis myriophylla	1	43	—	52	—	67
Potentilla tanacetifolia	1	43	—	—	—	44
Rhaponthicum uniflora	1	57	—	—	—	—
Schizonepeta multifida	1	72	—	—	—	24
Senecio campestris	1	62	—	—	—	—
Sanguisorba officinalis	1	111	24.4	—	—	36
Stellera chamaejasme	1—3	96	24.8	—	—	39
Stipa baicalensi	1, 4	30	8.8	—	—	30
S. krylovii	3	36	12.0	30	7.6	—
Valeriana officinalis	1	44	—	—	—	—
Vicia amoena	1	26	—	—	—	26

Примечание. Сообщества горной лесостепи: 1 — ковыльное, 2 — петрофитное, 3 — степное, 4 — карагановое; подчеркнутые цифры получены по данным периодических исследований фотосинтеза.

и погодичном аспектах определяется главным образом двумя факторами — влажностью почвы и воздуха.

Приведенные факты варьирования фотосинтетической способности у одного и того же вида в зависимости от условий обитания ограничивают возможность поиска сопряженности между этим показателем у исследованных растений Хангая и такими признаками, как таксономическое положение, жизненная форма, глубина распространения корневых систем и т. д., поскольку полной уверенности в том, что величины ПИФ, измеренные в единичных опытах, являются максимальными, — у нас нет. Тем не менее это не исключает необходимости поиска такого признака, который связан с максимальной фотосинтетической способностью и не подвержен широкому варьированию в естественных условиях в зависимости от факторов внешней среды.

Мы обнаружили линейную положительную зависимость между максимальной интенсивностью фотосинтеза и максимальной концентрацией хлорофилла у растений разных видов (рис. 5). В связи с этим возникает вопрос, можно ли варьирование интенсивности фотосинтеза у одного вида в разных условиях местообитания объяснить изменением содержания хлорофилла? Нашими многолетними исследованиями в Северной и Заалтайской Гоби МНР установлено (Попова и др., 1984), что концентрация хлорофилла в период активной вегетации у одного вида в разные годы и в разных типах местообитаний изменяется настолько мало, что этим невозможно объяснить наблюдаемую у отдельных видов 2—3-кратную разницу в интенсивности фотосинтеза в горной лесостепи

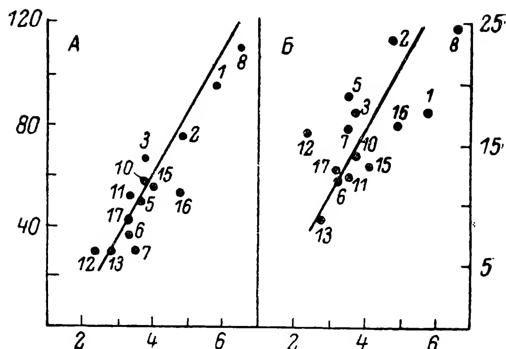


Рис. 5. Связь максимальной потенциальной (*ПИФ*) и видимой (*ВИФ*) интенсивности фотосинтеза с максимальной концентрацией хлорофилла у растений степей Хангая.

На оси абсцисс — концентрация хлорофилла, мг/г сух. массы; *на осях ординат: слева* — ПИФ, мг CO_2/г сух. массы·ч; *справа* — ВИФ, мг CO_2/г сух. массы·ч. *А* — $y=0.04x+1.54$, $r=0.91$; *Б* — $y=0.18x+1.07$, $r=0.68$.

и сухой степи МНР и Забайкалье (например, у *Caragana microphylla*, *Carex pediformis*, *Schizonepeta multifida*, *Sanguisorba officinalis* и др., см. табл. 3).

К выявлению причин варьирования величин интенсивности фотосинтеза у одного вида можно подойти посредством анализа сезонной и погодичной динамики фотосинтеза. Наиболее полно у растений степей Хангая изучены изменения ПИФ (4—6 измерений за сезон): в 1972 г. для всех видов, помещенных в табл. 2, кроме *Cleistogenes squarrosa*, в 1978 г. — для 8 видов из степного и ковыльного сообществ. Эти годы различаются по количеству выпавших осадков. В июле 1972 г. на первое из упомянутых сообществ выпало 111, на второе — 145 мм, а в 1978 г. в этот же месяц выпало соответственно 68 и 82 мм. Естественно, что количество доступной для растений влаги в поверхностных (корнеобитаемых) горизонтах почв в 1978 г. было значительно ниже, чем в 1972, что и нашло отражение в величинах ПИФ. Так, если в 1972 г. минимальные и максимальные значения у исследованных растений в основном различались не более, чем в 2 раза, то в 1978 г. в те же сроки у растений одного вида в степном сообществе минимальные значения ПИФ отличались от максимальных в 3—8 раз, а в ковыльном — в 2.4—3.6 раза. Последнее обстоятельство указывает на то, что варьирование ПИФ у одного вида как в одном местообитании, так и в разных (см. табл. 2 и 3), по-видимому, обусловлено различной влажностью почв в корнеобитаемых горизонтах. Разумеется, в данном случае мы должны также учитывать и онтогенетический аспект, но в период активной вегетации, когда фотосинтетический аппарат растений полностью сформирован, сила его влияния, вероятно, невелика.

Чтобы оценить степень обеспеченности влагой разных растений в сообществах, рассмотрим такой показатель, как реализация фотосинтетической способности $P_{фс}$, представляющий собой отношение средней величины ПИФ за сезон (при оптимальной температуре и полном солнечном свете) к максимальной для вида, выраженное в процентах (Слемнев, 1980). Нам кажется, что этот показатель может служить критерием способности видов конкурировать за влагу, поскольку в корнеобитаемых горизонтах почв масса всех категорий влаги предоставлена в равной мере всем особям растений, произрастающим в экотопе.

Из табл. 2 следует, что $P_{фс}$ заметно различается у видов в сообществах и у одного и того же растения в разные годы. Величина этого показателя у всех растений ниже в 1978 г. по сравнению с 1972 в 1.3, 1.6, 1.8 и 2.1 раза в степном сообществе (соответственно у *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida*, *Stellera chamaejasme* и *Koeleria cristata*) и в 1.2, 1.2, 1.6 и 1.7 раза — в ковыльном (соответственно у *Carex pediformis*, *Sanguisorba officinalis*, *Festuca kryloviana* и *Dasiphora fruticosa*). В распределении видов в сообществах по $P_{фс}$ наблюдаются две интересные особенности, связанные с фитоценотической ролью сообитателей и их жизненными формами. Во-первых, $P_{фс}$ в умеренно влажный сезон (1972 г.) уменьшается в ряду от видов-эдификаторов (*Koeleria cristata*, *Stipa krylovii* в степном сообществе; *Festuca kryloviana*, *Carex pediformis*, *Stipa baicalensis* — в ковыльном; *Chamaerhodos altaica*, *Pedicularis achilleifolia* — в петрофитном) к сопутствующим видам. В засушливый год (1978) эдификаторы также «не уступают своих позиций». Во-вторых, в степном и ковыльном сообществах наибольшую способность к реализации имеют дерновинные травянистые многолетники (они же и эдификаторы) с относительно неглубокой корневой системой

(меньше 1 м), а наименьшую — стержнекорневое разнотравье с глубиной проникновения корней более 1 м. В петрофитном сообществе наблюдается в сущности та же картина, где среди стержнекорневых трав $P_{фс}$ также выше у растений с неглубокой корневой системой (*Chamaerhodos altaica*, *Pedicularis achilleifolia*).

Последний факт выглядит парадоксальным потому, что, казалось бы, растения с глубокой корневой системой могут использовать влагу с гораздо большего объема почвы, нежели растения с поверхностной корневой системой. Однако если учесть характер водного питания степных растений Хангая, то становится очевидным, что на величину $P_{фс}$ может оказать влияние такой мощный фактор взаимоотношений растений в фитоценозах, как конкуренция за влагу. Основным источником водоснабжения растений в горных степях Хангая являются атмосферные осадки. В силу характера выпадения осадков (летние довольно частые ливневые дожди с небольшой интенсивностью, сопровождающиеся мощным стоком) глубина проникновения их в почву небольшая — редко до 20—30 см, поэтому в период активной вегетации летом дерновинные злаки, основная масса корней которых сосредоточена в слое почвы 0—50 см, надо полагать, используют бóльшую часть доступной влаги, создавая тем самым определенный водный дефицит растениям с корневой системой, расположенной глубже (Лавренко, 1941).

Зная количественные интегральные характеристики реакции фотосинтеза исследованных растений на главнейшие факторы внешней среды — свет $Ф_{отн}$, температуру (теплоустойчивость) и влажность почвы $P_{фс}$, можно получить количественную (или качественную) характеристику видовых различий (или сходства) по совокупности этих признаков. В фитоценотическом плане такая оценка позволяет выявить относительную степень приспособленности (устойчивости) растений к условиям местообитания, а также их жизненность (Шенников, 1950) при широких градиентных изменениях факторов внешней среды.

Возможность оценки видовых особенностей растений по совокупности указанных показателей представляет метод системного синтеза, разработанный для морфометрических исследований С. Б. Стефановым (1974, цит. по: Гамалей, Куликов, 1978). Сущность метода состоит в переводе признаков разной природы, измеренных или рассчитанных в разных единицах, в систему их отношений, не имеющих размерности.

Системный анализ мы провели только для 8 видов (по 4 вида в степном и ковыльном сообществах), для которых имеются данные по трем признакам за два года — 1972 и 1978. Матрица признаков, составленная из средних величин $Ф_{отн}$ (табл. 1), теплоустойчивости фотосинтеза (рис. 4) и $P_{фс}$ (табл. 2), преобразована в матрицу отношений, т. е. каждый вид сравнивается с остальными по принципу «больше», «меньше». По сумме отношений со знаком «плюс», сумме отношений со знаком «минус» и общей сумме отношений (в данном случае 24 для каждого вида по годам) по формулам

$$KO_+ = \frac{\Sigma_{отн+}}{\Sigma_{отн}}, \quad KO_- = \frac{\Sigma_{отн-}}{\Sigma_{отн}}$$

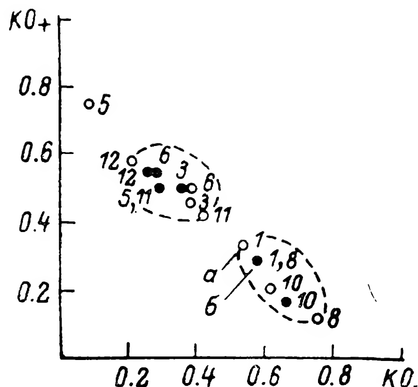
для каждого вида по годам определены коэффициенты отличий (*KO*). В результате отложения *KO* в системе прямоугольных координат получено пространственное распределение видов в поле сходства—отличий (рис. 6).

Вне зависимости от типа сообщества и года исследования растения распределились в поле на две четко дифференцированные группы. В одной из них, более плотной, находятся четыре дерновинных многолетника и полукустарничек *Artemisia frigida*, в другой — стержнекорневые травы *Stellera chamaejasme*, *Sanguisorba officinalis* и кустарник *Dasiphora fruticosa*. Близкое расположение видов в группах означает, что по реакции на совокупность факторов внешней среды они сходны. Однако также интересно выяснить, какая из этих групп и какие растения в группах все же более приспособлены к условиям обитания.

Для этого рассмотрим, какая направленность величин трех признаков наиболее благоприятна для растений. Нет сомнения, что чем выше величина $P_{фс}$,

Рис. 6. Распределение растений в поле сходства—отличий по совокупности трех признаков — относительной величины фотосинтеза при половине солнечного света $\Phi_{отн}$, теплоустойчивости фотосинтеза и реализации фотосинтетической способности $P_{фс}$.

Годы: *а* — 1972, *б* — 1978.



отражающая влагообеспеченность и конкурентную способность в борьбе за влагу, и чем больше теплоустойчивость фотосинтеза, тем это «выгоднее» для растений, особенно в стрессовых ситуациях. Большая величина $\Phi_{отн}$ также «предпочтительнее» для растений, так как в основе признака лежит способность к использованию для фотосинтеза света малых интенсивностей, т. е. признак отражает функционирование растений в облачные дни. Следовательно, чем больше в матрице отношений для отдельного вида сумма отношений со знаком «плюс», тем более приспособленным, более конкурентномощным можно считать вид.

С этой точки зрения вырисовывается статус выделенных групп и входящих в них видов. Более приспособленными в степном сообществе оказываются *Koeleria cristata*, *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida*; в ковыльном — *Festuca kryloviana*, *Carex pediformis* и менее приспособленными в тех же сообществах — *Stellera chamaejasme*, *Sanguisorba officinalis*, *Dasiphora fruticosa*.

Изменение или стабильность положения видов в поле сходства—отличий в засушливом 1978 г. по отношению к умеренно влажному 1972 г. можно рассматривать как проявление засухоустойчивости растений и более того — как свидетельство устойчивости к стрессовым воздействиям. Ведь засушливые годы вместе с возрастанием дефицита влаги в почве характеризуются повышением температуры окружающей среды и понижением влажности воздуха.

Рассматривая распределение видов степного сообщества в поле сходства—отличий, мы видим (см. рис. 6) резкое снижение устойчивости *Koeleria cristata* в засушливый год (KO_+ уменьшается с 0.75 в 1972 г. до 0.50 в 1978 г.). Другие виды проявляют стабильность по показателю KO_+. В ковыльном сообществе значительное увеличение устойчивости показывает *Sanguisorba officinalis*. По-видимому, этот вид с глубокой корневой системой в засушливые периоды при ужесточенной конкуренции за влагу в поверхностных горизонтах почвы поддерживает устойчивость за счет запасов влаги в нижних горизонтах.

Следует отметить, что устойчивость к стрессовым воздействиям, оцениваемая по уменьшению или увеличению KO_+ по трем признакам за два года, не пропорциональна теплоустойчивости фотосинтеза. Это является прямым доказательством того, что закономерности функционирования видов в сообществе нельзя рассматривать (абсолютно) по какому-то одному показателю их жизнедеятельности, а также показывает преимущества системного подхода. Чем больше показателей будет вовлечено в сферу анализа, тем реальнее можно оценить жизненную стратегию вида, включающую в себя и адаптивные свойства, и устойчивость к стрессам и конкурентоспособность.

Заключение

При изучении растительного покрова самого разного классификационного ранга на первом месте всегда стоит проблема познания закономерностей жизнедеятельности растений в самом широком ее понимании, включая и фитоценотические отношения. Для решения этой проблемы «. . . исследования могут успешно производиться лишь коллективом специалистов разных направлений: фитоценологами, зооценологами, физиологами растений, микробиологами и биохимиками. Особенно велика роль специалистов последних трех категорий» (Сукачев, 1975 : 445). Еще в 1928 г. при анализе подходов к классификации фитосоциальных типов В. Н. Сукачев (1975 : 221) писал: «К этому я добавил бы еще необходимость выяснения того, в к а к о й м е р е те и д р у г и е

из них используют то, что дает им среда, и в каком порядке идет это использование, т. е. выяснение физиологического (разрядка моя. — *Н. С.*) режима растений». Эти два высказывания классика ботанической науки приведены здесь для того, чтобы показать, что роль эколого-физиологических исследований, которая нередко недооценивается, была признана задолго до организации работ данного направления.

В самом деле, в какой мере или степени растения используют ресурсы среды и насколько среда отвечает требованиям растений? Очевидно, чтобы ответить на этот вопрос, необходимо знать генетический потенциал каждого вида и норму реакции на факторы внешней среды. И здесь естественно задать вопрос, а какой же признак или свойства растения можно принять за индикатор оценки градиента «потенциал—степень»? Таким индикатором несомненно является фотосинтез как основа жизнедеятельности растений. Весь опыт экологических исследований растительности свидетельствует о том, что только реакция фотосинтеза на факторы среды описывается функциями, наиболее достоверно отражающими отношение «среда—растение». Фотосинтез, а точнее максимальную фотосинтетическую способность, по-видимому, следует при́нять за тот потенциал, от которого можно отсчитывать меру или степень его реализации. В этом аспекте данные экологических исследований фотосинтеза не рассматривались, но в нем мы видим один из способов оценки реакции растений на окружающую среду.

Автор благодарит К. И. Кобак, |Д. Болда|, С. А. Бойцова, Ш. Цоожа за помощь при сборе и обработке материалов.

ЛИТЕРАТУРА

Вознесенский В. Л. Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. 2-е изд. Л.: Наука, 1971. 52 с. — *Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 306 с. — *Гамалей Ю. В., Куликов Г. В.* Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука, 1978. 192 с. — *Горная* лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия (сомон Тэвшрулэх). М.: Наука, 1983. 192 с. — *Горышина Т. К.* Экология растений. М.: Высш. школа, 1979. 368 с. — *Заленский О. В.* Фотосинтез растений в естественных условиях. — В кн.: Вопросы ботаники. Вып. I. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 59—87. — *Заленский О. В.* Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 217—230. — *Заленский О. В.* Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей. — Тр. Памир. биол. ст., 1963, т. I, с. 53—60. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. — XXXVII Тимиряз. чтения. Л.: Наука, 1977. 57 с. — *Заленский О. В.* Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза и проблемы его взаимоотношения с дыханием: Автореф. дис. . . .докт. биол. наук. Л., 1982. 48 с. — *Заленский О. В., Штанько Т. П., Пономарева М. М.* О фотосинтезе растений Центрального Казахстана. — В кн.: Материалы Казахстанской конференции по проблеме «Биологические комплексы районов нового освоения, их рациональное использование и обогащение». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 130—141. — *Лавренко Е. М.* О взаимоотношениях между растениями и средой в степных фитоценозах. — Почвоведение, 1941, № 3, с. 42—58. — *Попова О. Ф., Слемнев Н. Н., Попова И. А., Маслова Т. Г.* Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 334—344. — *Пустынные* степи и северные пустыни МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (Булган сомон). Л.: Наука, 1981. 259 с. — *Слемнев Н. Н.* Фотосинтез. — В кн.: Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган сомон). Л.: Наука, 1980, с. 136—154. — *Слемнев Н. Н.* Об информационных возможностях сопряженного анализа фотосинтеза с показателями водного режима растений. — В кн.: Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1982, с. 45—46. — *Слемнев Н. Н.* Адаптация степных и пустынных растений Монголии к температуре. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда Всесоюзного ботанического общества. Л.: Наука, 1983, с. 370—371. — *Слемнев Н. Н., Болд Д.* Особенности фотосинтетической деятельности эдификаторов. — В кн.: Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби. Пущино, 1983, с. 46—50. — *Спивак А. И.* Потенциальная интенсивность фотосинтеза ксерофитов степного Забайкалья. — В кн.: Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука, 1977, с. 95—123. — *Сукачев В. Н.* Введение в учение о растительных сообществах. Пгр., 1915. 127 с. — *Сукачев В. Н.* Общие задачи, программа и организация изучения растительных сообществ в долине р. Чу Пишпекского уезда Семиреченской области. — В кн.: Растительность долины реки Чу. Ч. 1. Пгр., 1919, с. 3—36. — *Сукачев В. Н.* Избр. труды. Т. III. Проблемы фитоценологии. Л.: Наука, 1975. 543 с. — *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Советская наука, 1950. 375 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1985.

SUMMARY

The parameters of photosynthetic activity of 27 species of East Hangai plants (dominants and codominants of different steppe types of low and middle mountain zone) are determined. The apparent changes in photosynthetic activity were not accompanied by the depression with CO_2 release even during the most hot days. The seasonal and annual dynamics of photosynthesis is determined by the humidity of the surface soil horizon. The photosynthesis of the steppe plants of Hangai is not saturated by the full sunlight. The optimal temperature for photosynthesis is 20—30 °C, the maximal rate is observed at 40—46 °C. The rate of CO_2 absorbtion by the plants is 9—25 and 26—111 mg CO_2/hour/g dry weight at the concentration of CO_2 0.03 and 1.0 % relatively. The positive correlation between the maximal intensity of photosynthesis and the concentration of chlorophyll (r=0.68 and 0.91) is shown for 14 species of plants. Parameters showing the effect of the environmental on photosynthesis were factors used to estimate (with the application of system synthesis) the adaptation of plants to the environment and their interrelations in photocoenoses.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9 : 551.781.5 (574)

Г. П. Пнёва

ДОПОЛНЕНИЕ К ОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ ГОРЫ АШУТАС

G. P. PNEVA. A SUPPLEMENT TO THE OLYGOCENE FLORÁ OF THE ASHUTAS MOUNTAIN

Описан новый вид *Celtis iljinskiae*, обсуждены его положение среди ранее известных ископаемых видов и родственные связи с современными видами, а также детально описаны и изображены остатки *Periploca kryshtofovichii*, впервые установленного во флоре горы Ашутас и в Восточном Казахстане в целом; для последнего вида дан анализ всех ближайших находок.

Гора Ашутас — самое богатое местонахождение классической тургайской флоры. Еще до Великой Отечественной войны здесь были собраны многочисленные коллекции ископаемых растений, которые, к сожалению, не могли быть полностью использованы в известной монографии по флоре горы Ашутас (Криштофович и др., 1956), работа над которой проводилась двумя коллективами авторов, и в статье И. А. Ильинской (1957), где устанавливалась целая серия одновозрастных флористических комплексов. Послевоенные сборы на горе Ашутас, среди которых особенно обильны сборы В. К. Василенко 1953 г., продолжают обрабатываться (Ильинская, Пнёва, 1984). В последней работе полностью пересмотрены и дополнены списки разнообразных папоротников, не получившие полноценной характеристики в указанной монографии. Особенно интересно присутствие в сборах Василенко прекрасных по сохранности листьев папоротника *Woodwardia endoana* Oishi et Huz., впервые установленного на территории СССР.

Настоящая статья посвящена описанию нового вида *Celtis iljinskiae* Pneva и впервые установленного во флоре горы Ашутас и в Восточном Казахстане вида *Periploca kryshtofovichii* Kornilova. Первый из них (каркас) встречается в ископаемом состоянии весьма редко. На территории СССР, по данным Е. Ф. Кутузкиной (1982), по отпечаткам листьев установлено всего 5 видов этого растения, представленного обычно единичными отпечатками, что связано, вероятно, с произрастанием его на хорошо дренированных склонах далеко от водоема, где происходит захоронение листьев. Из отложений буранской свиты на горе Ашутас М. А. Ахметьев по единственному отпечатку установил вид *C. irtyschensis* Akhmet. Второй отпечаток этого вида, происходящий из той же линзы буранской свиты, был нам любезно передан И. А. Ильинской и изображен в настоящей работе.

По находкам плодов каркас установлен и в более молодых отложениях Зайсанской впадины: в среднемиоценовой акжарской свите и плиоценовой карабулакской свите (Аваков, 1964), а именно *C. ninae* Avakov и *C. chkhikvadzei* Avakov, сходные с современными видами *C. australis* L. и *C. caucasica* Willd. Описываемый в данной работе новый вид каркаса установлен не только в Зайсанской впадине, но и в нижнемиоценовых отложениях Западной Сибири (Белый Яр). Он близок к современному китайскому виду *C. yunnanensis* Schneid.

Отпечатки обвойника найдены на горе Ашутас в одной точке, но по сравнению с каркасом он представлен более многочисленными отпечатками (9 отп.), причем 6 мелких листочков и их обрывки сохранились на одном крупном штуфе. *P. kryshtofovichii* установлен в Зайсанской впадине не только на горе Ашутас,

но и восточнее, в ошагандинской свите на горе Ашудасты (Ильинская передала нам из этой точки 2 образца). Этот вид обвойника известен также из верхнего олигоцена Западной Сибири и аквитана и бурдигала Западного Казахстана. Близкий современный вид — *P. sepium* Bunge — из Китая.

Сем. *Ulmaceae*

Celtis iljinskiae Pneva sp. nov.

(рис. 1, *a*; таблица, *1*, *2*)

1962. *C. trachytica* auct. non Ettingsh., Горбунов, Тр. СНИИГГИМС, 22, с. 347, табл. 70, фиг. 3, 4.

Голотип: отпечаток листа из нижнего миоцена Белого Яра в урочище Компасский Бор на р. Тым (Томская обл., Зап. Сибирь): Горбунов, 1962, табл. 70, фиг. 3.

Диагноз: листья яйцевидные, слабо асимметричные, зубчики начинаются на значительном расстоянии от основания листа, едва различимые редкие, к верхушке более частые. Базальные жилки слабо изогнутые, поднимаются до $^3/_4$ длины пластинки, где камптодромно соединяются с нижними вторичными жилками, отходящими от центральной в средней части листа на значительном расстоянии от базальных жилок. Вторичные жилки в количестве 3, реже — 4 (с одной стороны), супротивные или очередные, камптодромно соединяются друг с другом. В краевых зубцах оканчиваются только короткие веточки, идущие от наружной стороны дуговидных петель. Вторичные жилки, отходящие от наружной стороны базальных жилок, дуговидные, направленные вверх. Жилки третьего порядка довольно редкие, обычно неразветвленные, разделяют поля между вторичными жилками на довольно широкие прямоугольники.

Исследованные экземпляры: колл. 499, отпечаток 159.

В коллекции Василенко обнаружен один отпечаток листа без части основания и кончика верхушки. Лист яйцевидной формы, слабо асимметричный, около 6 см дл. (сохранившаяся часть 5.2 см дл.) и 3.9 см шир. Базальные жилки поднимаются высоко, до $^3/_4$ длины листа, и дуговидно соединяются с первой парой вторичных жилок. От базальных жилок отходят веточки, направленные вверх, что характерно для этого вида. Первая пара вторичных жилок начинается высоко, немного ниже середины листа. Вторичные жилки попарно сближены, почти супротивные, в количестве 2 пар, третья пара начинается почти у самой верхушки листа. Край неясно зубчатый. Зубчики едва различимы невооруженным глазом, низкие, с длинными спинками (на 1 см приходится 2—3 зубчика). Третичные жилки довольно редкие, отходят под углом, близким к прямому (на 1 см приходится 3—4 жилки).

Сравнение. Ашутасский отпечаток *C. iljinskiae* почти идентичен образцу, выбранному нами в качестве голотипа. Единственным его отличием являются мелкие зубчики, едва различимые невооруженным глазом, тогда как у отпечатка из Западной Сибири (голотипа) они более крупные, отчетливо различимые, особенно в верхней части листа. М. Г. Горбунов определил отпечатки из Компасского Бора на р. Тым как *C. trachytica*. Голотип *C. trachytica* из среднесарматской флоры Ердобенья в Венгрии отличается от исследуемого вида формой основания и низко начинающимися вторичными жилками; Кутузкина (1982) рассматривает его как самостоятельный вид, тогда как E. Knobloch (1961) и другие авторы (Жилин, 1974) считают *C. trachytica* и еще несколько видов синонимами *C. japeti* Ung. Описываемый вид (*C. iljinskiae*) имеет большое сходство с последним, но все же обладает рядом отличительных признаков: примерно вдвое более крупными листьями, незначительной асимметрией листовой пластинки, высоко поднимающимися базальными жилками и высоко начинающимися вторичными жилками; кроме того, у описываемого вида веточки, отходящие от базальных жилок, вверх направленные, тогда как у *C. japeti* они идут перпендикулярно главной жилке; у *C. japeti* между базальными жилками и первой парой вторичных жилок развиты промежуточные жилки. Почти всеми перечисленными признаками *C. iljinskiae* отличается и от *C. begonioides*

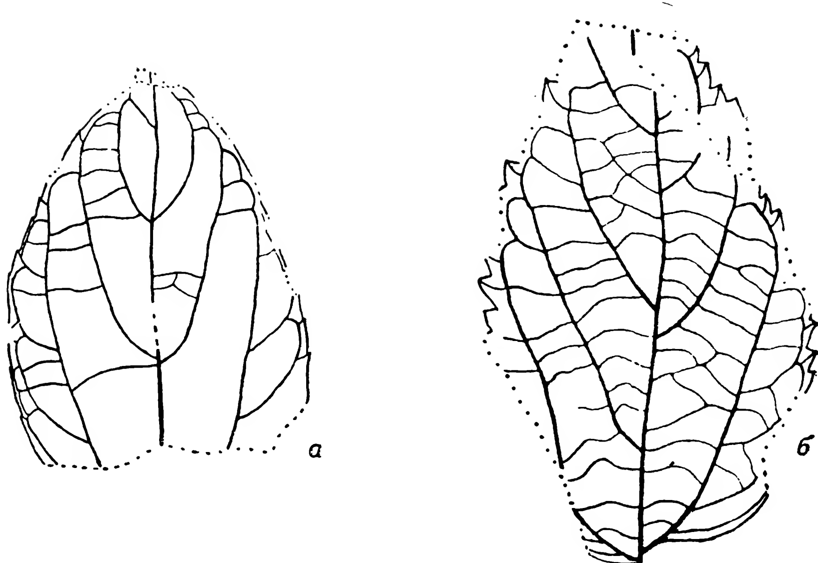


Рис. 1. *Celtis iljinskiae* (*а*) и *C. irtyschensis* (*б*).
а — колл. 499, отп. 159; *б* — колл. 981А, отп. 84.

Goepp. из сармата Сосницы (Польша), а также сантон-кампанского *C. vachrameevii* Shilin из Буройнака (Северо-Восточное Приаралье).

Из отложений буранской свиты (верхи среднего олигоцена) Зайсанской впадины М. А. Ахметьев описал *C. irtyschensis* (рис. 1, *б*). Последний отличается от *C. ijinskiae* бо́льшими размерами, формой пластинки с постепенно сужающейся верхушкой, первая вторичная жилка отходит у первого значительно ближе к базальным, которые поднимаются не так высоко, как у *C. iljinskiae*.

Два близких вида — *C. nordenskioldii* Nath. из плиоцена Японии (Моги) и *C. miobungeana* Hu et Chaney из миоценовой шаньванской флоры Северного Китая (Tanai, 1976), сходные с современным видом *C. bungeana* Blume, отличаются от ашутасского более крупными зубцами, а второй вид — также узкими полями, образованными базальными жилками и краем листа, и почти горизонтально расположенными веточками, отходящими от базальных жилок, являясь таким образом при мысленном продолжении почти перпендикулярными главной жилке. Единственный вид, сходный с ашутасским по зубчатости, это *C. magnifica* Kolak. из Кодора (Колаковский, 1964), но он имеет значительно более крупные размеры и низко начинающиеся вторичные жилки.

C. elongata Palib. из Годердзи и *C.* cf. *grabrata* Stev. из Агарака в Армении (Тахтаджян, 1956) значительно отличаются от ашутасского.

Сравнение его с *C. hokkaidoensis* Endo из вудвардиевой формации Хоккайдо (Endo, 1968) затруднительно из-за недостаточно четкого изображения последнего.

Из современных видов наибольшее сходство с описываемым видом имеет китайский вид *C. yunnanensis*, обладающий более симметричными листьями, отличающийся очередным расположением вторичных жилок, нижняя из которых отходит несколько ближе к базальным жилкам, чем у ископаемого.

C. iljinskiae имеет сходство с отдельными экземплярами современных китайских видов *C. bungeana*, *C. tetrandra* Roxb. и *C. sinensis* Pers., имеющих редкие прижатые зубчики, высоко поднимающиеся базальные жилки и немногочисленные (2—3 пары) вторичные жилки, первая пара или жилка которых начинается высоко, немного ниже середины пластинки, но отличающихся более выраженной асимметричностью пластинки листа (одно поле, образованное базальными жилками и краем, значительно уже другого) и направлением веточек, отходящих от базальных жилок.

При просмотре упомянутых видов в гербарии неоднократно были встречены листья, находящиеся на одной ветке (*C. tetrandra*: № 197; *C. sinensis*: № 3212

и др.), подобные вышеописанным ископаемым экземплярам *Celtis* из Западной Сибири и Восточного Казахстана, что позволяет объединить эти находки в один вид.

Геологическое распространение: верхний олигоцен — Восточный Казахстан, Зайсанская впадина, гора Ашутас, ошагандинская свита; нижний миоцен — Западная Сибирь, Томская обл., обнажение Белый Яр в урочище Компасский Бор на р. Тым.

Сем. *Asclepiadaceae*

Periploca kryshtofovichii Kornilova

(см. таблицу, *5—10*; рис. 2, *а—е*)

1960. *P. kryshtofovichii* Kornilova, Нижнемиоценовая фл. Кушука, с. 80, p. p. quoad табл. VIII, фиг. 6—12; табл. XVIII, фиг. 1, 10.

1962. *P. kryshtofovichii* Kornilova, Горбунов. Описание третич. растений Западной Сибири, с. 358, табл. 73, фиг. 4.

1974. *P. kryshtofovichii* Kornilova, Жилин. Третичные фл. Устюрта, с. 65, табл. XLI, фиг. 2, 3; табл. XLVI, фиг. 6; табл. XLIX, фиг. 2, рис. 43.

1973. *P. diversifolia* Klimova, Новый вид *Periploca* в миоценовых отложениях Приморья, с. 106, табл. XXVI, фиг. 1—9.

Голотип: отпечаток листа из бурдигала Кушука (Корнилова, 1960, l. c., табл. VIII, фиг. 6).

Исследованные экземпляры: колл. 499: 35, 38, 63 с противоотпечатком 147; колл. 500: 14а, 14б, 14в, 14г, 113, 116; колл. 1083: 24 с противоотпечатком 24А, 32в.

В коллекциях (499 и 500 — сборы Василенко) обнаружены 9 отпечатков этого вида, из них 6 принадлежат мелким листьям около 5 см дл. и 1.2—1.5 см шир. (см. таблицу, *6—8*; рис. 2, *б*, *г*, *е*) и 3 крупным: один из них почти полный — 12 см дл. и 3.2 см шир. (см. таблицу, *10*; рис. 2, *а*), второй представляет собой среднюю часть еще более крупного листа около 5 см шир. (см. таблицу, *5*; рис. 2, *д*), а третий — нижнюю половину очень широкого листа до 7 см шир. (рис. 2, *в*). Мелкие листья ланцетной формы с наибольшей шириной в нижней трети листа, крупные листья продолговато-овальные или овальные, имеют наибольшую ширину в средней части листа. Основание слабо асимметричное, клиновидное или округло-клиновидное, слегка низбегающее. У мелких листьев верхушка оттянута в острый кончик или сужена почти симметрично основанию. Главная жилка серповидно изогнутая или прямая, от нее почти под прямым углом отходят вторичные жилки, которые, не достигая 1—1.5 мм от края, соединяются друг с другом аркообразными анастомозами, которые образуют волнистую краевую жилку. Иногда между этой жилкой и краем, чаще в нижней части листа, заметен ряд петель, образующих тонкую жилку, проходящую у самого края листа (рис. 2, *а*, *в—е*). Между вторичными жилками, отстоящими друг от друга на расстоянии около 1 см, а у крупных листьев — около 1.5 см, имеются промежуточные жилки, часть из которых сливается в краевую жилку, а часть не достигает ее будучи вдвое короче вторичных. Третичные жилки слабо заметны, местами видно, что они отходят перпендикулярно или косо к вторичным, а затем изгибаются.

Сравнение. Наибольшее сходство ашутасские листья обнаруживают с голотипом *P. kryshtofovichii* из бурдигальской флоры Кушука, от которых мелкие листья отличаются ланцетной формой пластинки. Отношение длины листа к его ширине у голотипа и ашутасских отпечатков очень близки: для голотипа оно равно 3.6 : 1, а у ашутасских листьев составляет 3.7 : 1 или 3.8 : 1. В. С. Корнилова причисляла к этому виду также и фрагменты крупных листьев (табл. XIII, фиг. 3, 4), которые впоследствии ряд авторов сближали с *P. graeca* L. (Browicz, 1966; Жилин, 1974). Правда, в работе Корниловой (1960) они представлены лишь очень схематично и неточно выполненными рисунками, что вынуждает сомневаться в возможности отнесения этих экземпляров к определенному виду.

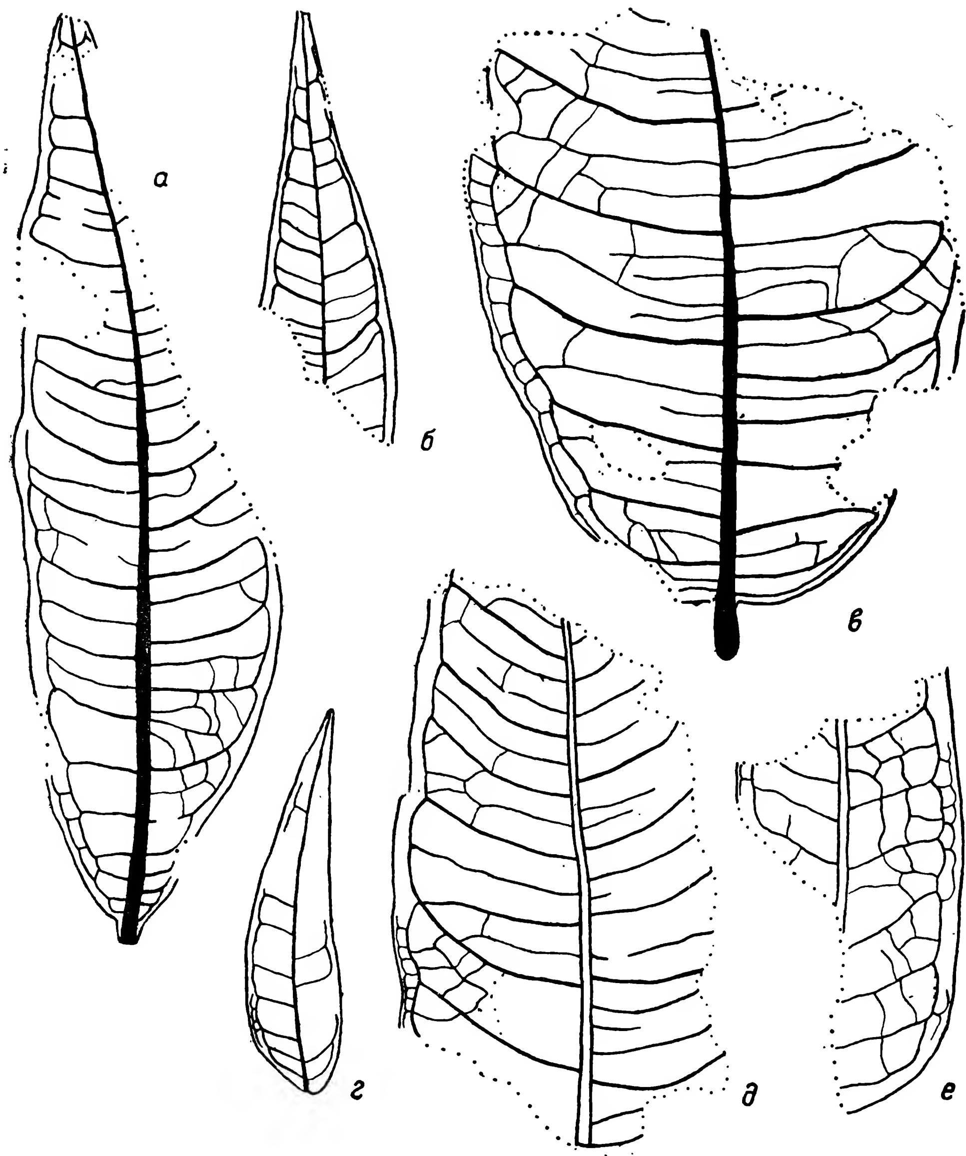


Рис. 2. *Periploca kryshtofovichii.*

а — колл. 499, отп. 63; *б* — колл. 499, отп. 35; *в* — колл. 500, отп. 116; *г* — колл. 500, отп. 14а; *д* — колл. 499, отп. 38; *е* — колл. 500, отп. 14б, ×3.

Ильинская передала нам также образцы из колл. 1083 (сборы Б. А. Борисова) с отпечатками фрагментов мелкого и крупного листьев *Periploca* из отложений ошагандинской свиты горы Ашудасты Зайсанской впадины, несомненно относящиеся к этому виду.

Отпечатки крупных широких листьев обвойника, сходных с ашутасскими, известны из верхнего олигоцена Антроповского Яра Западной Сибири, а также из аквитана Кинтыкче и Оржилансая в Западном Казахстане (Жилин, 1974)

Из верхнего миоцена Приморья были найдены вместе листья ланцетной и яйцевидной форм (Климова, 1973); автор отнесла их к новому виду ***P. diversifolia***; они отличались от *P. kryshtofovichii* (по данным Климовой) бо́льшим числом вторичных жилок. Корнилова в протологе их число не указывает, отмечая лишь, что промежуточные жилки по мощности не уступают вторичным, последние проходят через интервал 0.7—1 см. На рисунке голотипа, частично реконструированного Корниловой, число их (вместе с промежуточными) превышает 25,

тогда как Климова указывает наибольшее число вторичных жилок для узких листьев, имеющих большее число вторичных жилок по сравнению с более широкими, до 22 (у ашутасского отпечатка 63/499 их более 25). Отпечатки мелких и крупных ашутасских листьев имеют большое сходство с приморскими; так, отпечатки мелких листьев 14а, 14в и 14б колл. 500 (см. таблицу, *6—8*; рис. 2, *б*, *г*, *е*) близки к изображенным Климовой (1973) на табл. XXVI, фиг. 2, 3, 6, а отпечатки крупных листьев 38/499 и 116/500 (см. таблицу, *5*; рис. 2, *в*, *д*) имеют сходство с изображением на фиг. 5 той же таблицы.

Неоднократное совместное нахождение двух форм листьев *Periploca* (Западный и Восточный Казахстан, Приморье) позволяет отнести и все ашутасские экземпляры к одному виду.

Выделенная Г. С. Раюшкиной (1981) разновидность *P. kryshtofovichii* var. *oligocenica* из флоры Карашасора иллюстрирована изображениями, затрудняющими суждение об этой разновидности, а в тексте отличия от типа вида и диагноз новой разновидности не приводятся.

От остальных известных видов — *P. helenae* Kolak. из сармата Армавира (Кутузкина, 1964, sub nom.), *P. angustifolia* Kutuzk., *P. antiqua* Romanova из палеоцена горы Киин-Кериш Зайсанской впадины (Романова, 1971) и *P.* cf. *graeca* L. из аквитана Западного Казахстана (Жилин, 1974) и *P. graeca* L. foss. из плиоцена Кавказа (Колаковский, 1952, 1957; Тахтаджян, 1956) — ашутасские отпечатки резко отличаются по форме и жилкованию.

Ашутасские отпечатки обнаруживают наибольшее сходство с современным китайским видом обвойника *P. sepium*. При просмотре гербария БИН АН СССР обнаружены экземпляры, по размеру, форме и жилкованию аналогичные ашутасским. Встречены экземпляры с «двойной» краевой жилкой (экз. № 34, 1844, Dr. Bretschneider, Pekin). Есть близкие формы также у *P. graeca*, отличающегося разнообразием форм листьев.

P. sepium распространен в Китае и Внутренней Монголии. Browicz (1966) относит листопадный *P. sepium* к мезофильному типу. *P. sepium*, как и родственный ему *P. graeca*, — лианы, растущие по долинам рек, в горах и лесах.

Геологическое распространение: верхний олигоцен — Восточный Казахстан, горы Ашутас и Ашудасты; Западная Сибирь, Антроповский Яр на Тавде; аквитан — Западный Казахстан, Кинтыкче, Оржилансай; бурдигал — Западный Казахстан, Кушук; верхний миоцен — Приморский край, бассейн р. Нарвы, верховья ручья Дозорного.

Все фотографии к статье сделаны Г. И. Петровой, а рисунки — автором. Работа выполнена под руководством И. А. Ильинской.

ЛИТЕРАТУРА

Аваков Г. С. Новые ископаемые *Celtis* (*Ulmaceae*) Кавказа и Зайсанской впадины. — Палеонт. журн., 1964, № 1, с. 112—115. — *Горбунов М. Г.* Описание третичных растений Западной Сибири. — В кн.: Очерк развития третичной флоры Западной Сибири: Тр. СНИИГГИМС, 1962, вып. 22, с. 327—360. — *Жилин С. Г.* *Ulmaceae* и *Simaroubaceae* поздне-олигоценовой флоры Киньяка (Северо-Западная Каракалпакия). — Бот. журн., 1967, т. 52, № 4, с. 481—488. — *Жилин С. Г.* Третичные флоры Устюрта. Л.: Наука, 1974. 122 с. — *Ильинская И. А.* Новые данные по олигоценовой флоре горы Ашутас в Казахстане. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 3, с. 394—413. — *Ильинская И. А., Пнёва Г. П.* Папоротники олигоценовой флоры горы Ашутас в Казахстане. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 595—608. — *Климова Р. С.* Новый вид *Periploca* в миоценовых отложениях Приморья. — В кн.: Ископаемые флоры и фитостратиграфия Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1973, с. 105—107. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Сухуми. — Тр. Сух. бот. сада, 1952, вып. 7, с. 83—151. — *Колаковский А. А.* Первое дополнение к кодорской плиоценовой флоре (Меоре-Атара). — Тр. Сух. бот. сада, 1957, вып. 10, с. 253—318. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Кодора. Сухумский бот. сад, монография, вып. 1. Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1964. 210 с. — *Корнилова В. С.* Нижнемиоценовая флора Кушука (Тургайский прогиб). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. 128 с. — *Криштофович А. Н., Палибин И. В., Шапаренко К. К. и др.* Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1956, вып. 1, с. 5—180. — *Кутузкина Е. Ф.* Сарматская флора Армавира. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1964, вып. 5, с. 145—230. — *Кутузкина Е. Ф.* *Celtis* L. Виды, установленные по листьям. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982, с. 20—21. — *Раюшкина Г. С.* Олигоценовая флора Чокусинской синклинали (Северное Приаралье). Часть I. Флора Карашасора. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1981. Деп. в ВИНИТИ, 1982, № 652-82 Деп. 97 с. — *Романова Э. В.* Новые виды палеоценовой флоры горы Киин-Кериш (Зайсанская впадина). —

В кн.: Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1971, т. V, с. 109—121. — *Тахтаджян А. Л.* Ископаемая флора с рудной площади Агарака в Мегринском районе Армянской ССР. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 5, с. 652—657. — *Browicz K.* The genus *Periploca* L. A monograph. Arboretum Korn., 1966, vol. 11, p. 5—104. — *Endo S.* The flora from the Eocene Woodwardia formation, Ishikari coal field, Hokkaido, Japan. — Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1968, vol. 11, N 4, p. 411—443. — *Knobloch E.* Die oberoligozäne flora des Pirskenberges bei Šluknov in Nord-Böhmen. — Sbor. Ústř. úst. geol., odd. paleontol., 1961, t. 26, S. 270—273. — *Tanai T.* The revision of the pliocene Mogi flora described by Nathorst (1883) and Florin (1920). — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. J., ser. IV, Geol. Mineral., 1976, vol. 17, N 2, p. 277—346.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 5 IV 1985.

УДК 582.738

Бот. журн., т. 71, № 4

Г. П. Яковлев, О. А. Связева

О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ РОДА *CARAGANA* (*FABACEAE*)

G. P. YAKOVLEV, O. A. SVJAZEVA. ON SOME SPECIES OF THE GENUS *CARAGANA* (*FABACEAE*)

Сообщение посвящено группе видов, родственных *Caragana microphylla* и произрастающих на территории КНР. Материал по этим видам зачастую фрагментарен, что создает определенные трудности при их обработке.

Caragana zahlbruckneri Schneid., *C. pekinensis* Kom., *C. litwinowii* Kom.

По нашему мнению, все 3 вида конспецифичны. В пределах единого вида существуют две слабо различающиеся расы, принимаемые нами в качестве подвидов, а в пределах каждого подвида — по две почти гомологичные разновидности. Ареал вида и его подвидов показан на рис. 1. В соответствии с правилом приоритета за видом следует сохранить название *C. zahlbruckneri*.

Первая раса (subsp. *zahlbruckneri*) значительно варьирует по степени и особенностям опушения листьев, молодых частей побегов, завязи, плодов и по форме чашечки. Однако крайние формы, обозначаемые как разновидности, полностью связаны переходными формами и не обладают самостоятельными ареалами. Легче всего узнаются две разновидности. Первая (var. *zahlbruckneri*) характеризуется минимальной опушенностью всех частей растения, вторая (var. *pekinensis*), напротив, замечательна очень густым и по большей части мохнатым опушением листочков, чашечки и т. д.

Var. *zahlbruckneri* может быть типифицирована образцом (лектотип), хранящимся в W (Wawra, N 900). Это один из образцов, послуживших C. K. Schneider для описания *Caragana zahlbruckneri*. Другой образец (Wawra, N 985) несколько полнее, но явственно несет черты переходности к следующей разновидности.

Вторую разновидность (var. *pekinensis*) первоначально описал В. Л. Комаров (1908 : 339) как *Caragana pekinensis*. Недавно, однако, Ч. Санчир (1980 : 111) поместил этот вид в синонимы *C. zahlbruckneri*, что, по нашему мнению, в целом обосновано с небольшим уточнением о «разновидностном» ранге таксона.

Помимо типового подвида, существует еще один подвид, обозначенный здесь как subsp. *litwinowii* (=*Caragana litwinowii*). Вид *C. litwinowii* был известен по единственному крайне неполному образцу (без цветков и плодов), собранному в 1902 г. на Ляодунском п-ове Д. И. Литвиновым. Он неоднократно упоминался в различных сводках (Kitagawa, 1939 : 282; 1979 : 398; Санчир, 1980 : 108), но скорее всего ни один из исследователей никакими дополнительными материалами не располагал. Между тем они существуют в виде ряда образцов, собранных как в XIX, так и в XX в. на Ляодунском п-ове и в провинции Шаньдун (очевидно, на Шаньдунском п-ове), хранятся во многих Гербариях, чаще всего

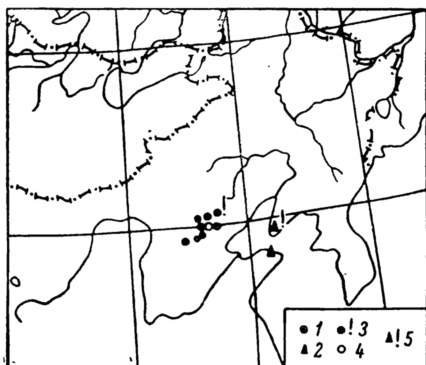


Рис. 1. Ареал *Caragana zahlbruckneri.*

1 — subsp. *zahlbruckneri*, *2* — subsp. *litwinowii*, *3* — место сбора лектотипа *C. zahlbruckneri* (Wawra, № 900), *4* — место сбора лектотипа *C. pekinensis*, *5* — место сбора типового образца *C. litwinowii*.

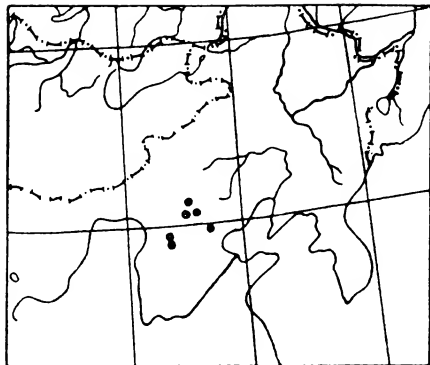


Рис. 2. Ареал *Caragana potaninii.*

определенных как *C. zahlbruckneri* или *C. microphylla*. Анализ типа и дополнительно выявленных образцов показал, что главные различия между *C. zahlbruckneri* и *C. litwinowii* или, как мы полагаем, между subsp. *zahlbruckneri* и subsp. *litwinowii* заключаются в разном числе пар листочков, несколько более широких у последнего, плодах и несколько более крупных (?) цветках. Однако «захождение» признаков явно не позволяет говорить о систематической изолированности этих таксонов.

C. zahlbruckneri Schneid. 1907, Ill. Handb. Laubholzk. 2 : 96; Комаров, 1908, Тр. Петерб. бот. сада, 29, 2 : 338; Chung, 1924, Mem. Sci. Soc. China, 1 : 114; Rehder, 1926, J. Arn. Arb. 7 : 167; Wang a. Tang, 1955, Ill. Treatm. Princip. Pl. China. Legum. : 348; Kitagawa, 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh. : 399; Санчир, 1980, Тр. Инст. бот. АН МНР, 4 : 111. — *C. pekinensis* Kom. 1908, Тр. Петерб. бот. сада, 29, 2 : 339; Limpricht, 1922, Reise Hochgeb. Chin. Ost.-Tib. : 416; Chung, 1924, l. c. : 168; Rehder, 1926, l. c. : 168; Wang a. Tang, 1955, l. c. : 349; anon. 1972, Ic. Pl. Cormophyt. Sin. 2 : 411. — *C. litwinowii* Kom. 1908, l. c. : 340; Kitagawa, 1939, Lineam. Fl. Mansh. : 282; idem, 1979, l. c. : 398; Wang a. Tang, 1955, l. c. : 350; Санчир, 1980, l. c. : 108; — *C. microphylla* auct. non Lam. : Hemsley a. Forbes, 1887, J. Linn. Soc. 23 : 163; Cowdry, 1922, J. N. China Branch R. As. Soc. 53 : 162; Chung, 1924, l. c. : 114, p. p.; Rehder, 1926, l. c. : 170, p. p.; Chang a. Yang, 1982, Изв. Сев.-зап. сельск. инст. 2 : 58.

Колючий кустарник не менее 1 (до 4?) м выс. Цвет коры стволиков буровато-коричневый или буровато-оливковый. Прилистники превращены в колючки около 1 см дл., листочки листьев в числе (4) 6—10 (11) пар, обратнояйцевидные или эллиптические, разнообразно опушенные, реже почти голые, на верхушке с остроконечием, реже почти без него; жилки первого порядка в числе (5) 6—7, косовато расходящиеся от главной, обычно образующие явственные анастомозы, реже распадающиеся в виде сетки жилок последующих порядков. Цветки в пазухах листьев по 1—2, 1.7—2.5 (3.0) см дл., на цветоножках (включая цветонос) 0.4—0.8 (1.9) см дл.; чашечка обычно трубчато-колокольчатая, реже ширококолокольчатая, разнообразно опушенная, зубцы ее до 0.2 см дл.; венчик желтый (?), крылья и лодочка ушковатые, ноготок и пластинка лепестков лодочки по длине равны друг другу, пластинка лепестков крыльев длиннее ноготка, крылья несколько длиннее лодочки; флаг яйцевидный или эллиптический, постепенно или более или менее резко переходящий в сравнительно узкий ноготок; завязь голая или густо опушенная; плоды 3.5—4.5 см дл. и 0.4—0.6 см. шир.

Л е к т о т и п: Peking, Ku-pei-ku, 1868—1871, N 900, Wawra (W).

Р а с п р о с т р а н е н и е. КНР: провинции Хэбэй, Жэхэ, Шаньдун, Ляонин.

1. Листочки обычно в числе (5) 6—7 (8) пар, чаще без остроконечия на верхушке; цветки 1.7—2.0 (2.5) см дл.; плоды до 0.4 см шир. . . . . 2 (subsp. *zahlbruckneri*).
+ Листочки обычно в числе (7) 8—10 (11) пар, как правило, несут на верхушке заметное остроконечие; цветки (2.0) 2.2—2.5 (3.0) см дл.; плоды до 0.6 см шир. . . . . 3 (subsp. *litwinowii*).
2. Листочки, чашечка и завязь мохнато опушенные . . . var. *pekinensis*.
+ Листочки и чашечка прижато опушенные или оголяющиеся (иногда почти голые), завязь голая или прижато опушенная . . . var. *zahlbruckneri*.
3. Листочки густо волосисто-опушенные . . . . var. *pilosa*.
+ Листочки слабо прижато опушенные или почти голые . . . var. *litwinowii*.

C. zahlbruckneri subsp. *zahlbruckneri*

Тип: цит. выше.

Распространение. КНР: провинции Хэбэй, Жэхэ.

a. var. *zahlbruckneri*.

b. var. pekinensis (Kom.) Yakovl. stat. nov. — *Caragana pekinensis* Kom. 1908, l. c. : 339.

Лектотип: Mts. Pohuashan, prope Peking, 1877, N 17, Bretschneider (LE, избран В. И. Грубовым).

Specimina examinata. China, 1831, Bunge (a, b) [1]; Путешествие в Пекин, 1841, Кирилов (b); Peking, 1843, Kirilov (a); Peking, 1843, Herb. Fischer. (Kirilov) (b); май, в западных горах близ кумирни Шань-ар-сы, Herb. Fischer. (a); Сев. Китай, близ Лунь-цюань-сы, на южном склоне горы, V 1847, Татаринов (a, b); пров. Чжили, окр. Пекина, горы Похуашань, 1850—1858, Базилевский (b); Peking, Nankou-Pass, 1868—1871, N 985, Wawra (W) (a); Ku-pei-ku, 1868—1871, N 900, Wawra (W) (a); Mts. Pohuashan, prope Peking, 1877, N 17, Bretschneider (lectotypus — *C. pekinensis*) (b); Pohuashan, VII 1877, Bretschneider (b); Fl. Pekin., Mt. Gonvlly (?Conolly), 4 VII 1877, Bretschneider (b); Peking, prope templum Tsie-tai-sze, a Pekino SW, versus in montibus, 1880, Bretschneider (b); Tche-Ly: Men téou kéou (Мыньтоугоу), 14 III 1912, N 718, Serre «*Caragana inermis*» (K) (b); Western Hills, Peking, 20 IV 1912, N 1054, Purdom (E) (b); Hopei: West of Peiping, West Mts., 16 V 1929, N 20 120, F. T. Wang (NY) (a); Shang Fang Shan, 6 VI 1929, N 42 225, Lin (NY) (a); Western Hills, 1930, N 7285, Dorsett a. Morse (US) (a); Western Hills, 1930, N 11 882, C. E. Li (US) (b); Fuping-hsien, 1960 m, 28 VIII 1934, N 3414, Liou (AA) (a? — может быть, особый вид?); Hopei: Nai-chiu-hsien, 22 VI 1950, N 12 825, Liu (a); горы Бай хуа-шань, 26 IV 1959, кит. колл. (PE) (b).

C. zahlbruckneri subsp. litwinowii (Kom.) Yakovl. stat. nov. — *C. litwinowii* Kom. 1908, l. c. : 340.

Тип: Маньчжурия, Ляодунский п-ов, близ ж.-д. ст. Кинчжоо, гора Самсон, у верхней кумирни, 18 VII 1902, № 1978, Литвинов (LE).

Распространение. КНР: провинции Ляонин, Шаньдун.

a. var. *litwinowii*.

b. var. pilosa Yakovl. var. nov. — Folia dense pilosa. — Листья густо волосистые.

Тип: КНР, пров. Ляонин, уезд Цзинь, горы Дахэшань, 14 V 1950, N 166, Liou et al. (LE).

Specimina examinata. Shantung Prov., VIII—IX 1862, N 24, Maingay (K) (a) [2]; ib., Chefoo Mts, 1889, N 240, Faber (K) (a); Chefoo gulf of Pecheli, on the hills, 10 V 1875, Hanckock (K, LE) (a); Маньчжурия, Ляодунский п-ов, близ ж.-д. ст. Кинчжоо, гора Самсон, у верхней кумирни, 18 VII 1902, N 1978, Литвинов (a); КНР, пров. Ляонин, уезд Цзинь, горы Дахэшань, 14 V 1950, N 166, Liou et al. (b).

---

[1] a — var. *zahlbruckneri*, b — var. *pekinensis*.
[2] a — var. *litwinowii*, b — var. *pilosa*.

Caragana potaninii Kom.

Комаров (1908 : 353) приводит лишь два образца, относимых им к этому виду. Дополнительный анализ позволил выявить еще ряд сборов, что дало возможность составить более полное представление о *C. potaninii*. Этот вид близок *C. zahlbruckneri*, но четко отличается рядом особенностей, в частности характером жилкования листочков, и имеет иной, почти не перекрывающийся ареал. Генезис вида, очевидно, связан с юго-восточной частью центрально-азиатских пустынь. Внутривидовая дифференцировка, несомненно, существует, но для объективной ее характеристики мы не располагаем достаточным количеством материала. Определения этого вида в Гербариях часто содержат ошибки, связанные с недостатком материала и неполнотой протолога, поэтому мы публикуем для *C. potaninii* расширенное описание, основанное на совокупности виденных материалов.

C. potaninii Kom. 1908, Тр. Петерб. бот. сада, 29, 2 : 352; Chung, 1924, Mem. Sci. Soc. China, 1 : 114; Rehder, 1926, J. Arn. Arb. 7 : 170; Пояркова, 1966, Нов. сист. высш. раст. 3 : 268; Kuang et H. C. Fu, 1978, Fl. Chin. Intramong. 3 : 175; Санчир, 1980, Тр. Инст. бот. АН МНР, 4 : 111.

Лектотип: «China borealis: prov. Schansi, in rupibus angustioribus meridionalium ad portas Yen-men-kuan montium Mao-tou-schan, 18 VI 1884, Potanin». Избран в LE Грубовым.

Невысокий колючий кустарник до 60 см выс. Цвет коры стволиков буровато-коричневый или буровато-оливковый. Прилистники превращены в твердые отогнутые колючки до 1 см дл.; листочки листьев в числе 4—6 (7) пар, плотноватые, обратнояйцевидные, реже почти эллиптические, в сухом виде сероватые, снизу и сверху в той или иной степени прижато опушенные, 0.5—1.7 см дл., 0.35—0.7 см шир. (!); жилки первого порядка, выступающие снизу, почти не ветвящиеся, косо расходящиеся от главной, доходящие до края пластинки и непосредственно по краю образующие очень неясные анастомозы; число пар жилок первого порядка 4—6 (9). Цветки в пазухах листьев по 1—2, 2.0—2.3 см дл., на цветоножках (включая цветонос) 0.7—1.2 см дл.; чашечка обычно широко-колокольчатая, реже трубчато-колокольчатая, более или менее прижато опушенная, реже почти голая, в свежем состоянии, по-видимому (?), иногда красноватая, зубцы ее 1—2 мм дл.; венчик желтый, крылья и лодочка ушковатые, ноготок и пластинка лепестков лодочки по длине равные друг другу, пластинка лепестков крыльев длиннее ноготка, крылья несколько длиннее лодочки; флаг яйцевидный, постепенно или резко переходящий в сравнительно широкий или узкий ноготок; завязь обычно голая, реже слегка по краю опушенная; плоды вверх торчащие (?), 4—6 см дл., 0.5 см шир.

Распространение. КНР: Авт. обл. Внутренняя Монголия, провинции Шаньси, Хэбэй, (?) Суйюань (рис. 2).

Specimina examinata: Mongolia chinensis, in reditae China, 1841, Kirilov; ib., 1842, idem; Китай, пров. Чжили, окр. Пекина, горы Похуашань, 1850—1858, Базилевский; China borealis: prov. Schansi, in rupibus angustioribus meridionalium ad portas Yen-men-kuan montium Mao-tou-schan, 18 VI 1884, Potanin (lectotypus!); Schansi, in parte superiore faucis angustioribus septentrionalium montis Utaischan in rupibus apertis siccis, 13 V 1884, idem (lectoparatypus!); SO Mongolia, Siwantze, 1885, Artselaer; prov. Chili, near Shin-men, on rocky places, 3 VIII 1913, Meyer (NY, K); Chákar: Kalgan, 5 VIII 1934, 600 m, N 2220, Wang (AA); Chahar (Inner Mongolia), VII 1934, N 62 246, C. W. Wang (AA); Чахар, Чанань, 17 VIII 1950, кит. колл. (PE).

Caragana microphylla auct.

Насколько мы можем судить на основе ранее проделанной работы (Яковлев, Связева, 1984), ареал *C. microphylla* Lam. ограничен главным образом территорией Монголии и некоторыми районами Южной Сибири (СССР). Из КНР вид в классическом понимании известен с территории, ограниченной северо-восточным углом Авт. обл. Внутренняя Монголия и западными частями провинций Гирин, Хэйлунцзян и Ляонин. Между тем разные авторы (Forbes,

Hemsley, 1887; Rehder, 1926; Chang, Yang, 1982) приводят *C. microphylla* для ряда других провинций. Анализ соответствующих материалов показал следующее. Указания для провинции Хэбэй (Чжили) и Шаньдун относятся к *C. zahlbruckneri* (сборы E. Bretschneider, A. Maingay, R. Hancock, N. Cowdry). Сбор из Хэнани (J. Hers, № 762-K) скорее всего должен быть отнесен к особому виду, близкому к *C. microphylla*, но, очевидно, ему не идентичному (*Caragana* sp. nov.). Сборы из пров. Шэньси (G. Giraldi, № 4265; 4266-FJO) относятся к *C. intermedia* Kuang et H. C. Fu (?=*C. korshinskii* Kom.).

ЛИТЕРАТУРА

Комаров В. Л. Монография рода *Caragana*. — Тр. Пб. бот. сада, 1908, т. 29, вып. 2, с. 178—399. — *Санчир Ч.* Обзор видов рода *Caragana* Lam. — Тр. Ин-та бот. АН МНР, 1980, вып. 4, с. 106—123. — *Яковлев Г. П.*, *Связева О. А.* О видах рода *Caragana* (*Fabaceae*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 353—358. — *Chang Chenwan*, *Yang Shuxing*. Studies on genus *Caragana* Fabr. from Shaanzi province. — Вестн. Сев.-зап. с.-х. ин-та, 1982, т. 2, р. 51—61. — *Forbes F.*, *Hemsley W.* Index florae sinensis. — J. Lin. Soc. (Bot.), 1887, vol. 23, p. 81—162. — *Kitagawa M.* Lineamenta Florae Manshuricae. — Rep. Inst. Sci. Res., Manchoukou, 1939, vol. 3, N 1, p. 282—283. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz: F. Cramer, 1979, p. 397—399. — *Rehder A.* Enumeration of the ligneous plants of northern China. III. — J. Arn. Arb., 1926, vol. 7, N 3, p. 151—227.

Ленинградский химико-фармацевтический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1985.

УДК 582.734 Бот. журн., т. 71, № 4

И. О. Бузунова

НОВАЯ СЕКЦИЯ ЖЕЛТОЛЕПЕСТНЫХ ВИДОВ РОДА *ROSA* (*ROSACEAE*)

I. O. BUZUNOVA. THE NEW SECTION OF THE YELLOW-PETALS SPECIES OF GENUS *ROSA* (*ROSACEAE*)

Изучено ультраморфологическое строение перикарпия и спермодермы видов, относящихся к подроду *Chamaerhodon* рода *Rosa*. Описана новая секция *Kokanicae*.

Таксономия рода *Rosa* L. представляет известную трудность вследствие полиморфизма входящих в него видов, который является результатом гибридизации с последующим выщеплением и образованием многочисленных микровидов. В поиске дополнительных таксономических признаков, которые наряду с традиционно применяемыми могут быть использованы в систематике рода *Rosa*, мы обратились к строению околоплодника и семенной кожуры как к одним из наиболее консервативных структур генеративной сферы растений. Исследование орешков шиповников различных секций с применением сканирующего электронного микроскопа JSM-35 показало, что ультраморфологические характеристики поверхности перикарпия и спермодермы могут иметь диагностическое значение для таксономии данного рода.

Особенно интересными оказались представители подрода *Chamaerhodon* (Dumort.) Dumort. (желтолепестные розы), на поверхности перикарпия которых были обнаружены устьица. Предположение об инвагинации цветоложа в процессе филогенеза и осевой природе нижней части цветочной трубки у представителей рода *Rosa* было высказано на основании изучения ее сосудистой системы, и в частности по наличию обратной ориентации элементов ксилемы и флоэмы в стелярных пучках втянутой части (Bonne, 1928, цит. по: Jackson, 1934). Наличие устьиц на перикарпии орешков, находящихся внутри замкнутого цинародия, можно расценивать как дополнительное подтверждение про-

цесса постепенного втягивания терминальной части цветочной оси с расположенными на ней семязачатками внутрь цветочного побега.

Желтолепестные розы, естественно произрастающие на территории СССР, относятся к секциям *Pimpinellifoliae* DC. и *Luteae* Crép. (исключение составляет *Rosa dsharkentii* Chrshan. — слабо изученный узколокальный вид с берегов р. Или, выделенный в монотипную секцию *Gymnostomae* Chrshan.). Однако если в работах советских родологов сохраняется данное подразделение на две секции, то зарубежные авторы, следуя A. Rehder (1949), вновь объединяют их в одну секцию *Pimpinellifoliae* (Klaštersky, 1968; Roberts, 1977; Zieliński, 1982), причем, Rehder (1949) и вслед за ним A. Roberts (1977) включают в нее также представителей секции *Sericeae* Crép., имеющих тетрамерный околоплодник и оранжево-красные плоды. В таком составе секция *Pimpinellifoliae* становится настолько разнородной, что по существу для нее не остается ни одного выдержанного признака.

Изучение ультраструктуры перикарпия и спермодермы видов, относящихся к секции *Pimpinellifoliae* s. l., выявило наличие двух основных типов ультраструктуры, морфологическое описание которых приводим на примере *Rosa ecae* Aitch. и *R. kokanica* (Regel) Juz.

R. ecae (см. таблицу, *1—4*). Орешки красновато-коричневые, в очертании треугольно-яйцевидные, 3.5—4.0 мм дл. и почти такой же ширины в нижней части. Орешки, расположенные на дне цинародия, имеют 5 хорошо выраженных ребер, идущих в продольном направлении, а орешки, расположенные выше, деформированы в результате сжатия и в поперечном сечении почти треугольные. Очертание клеток перикарпия изодиаметрично-полигональное, большей частью гексагональное. Антиклинальные стенки более или менее прямые. Границы клеток выпуклые, валикообразные. Внешние периклинальные стенки вогнутые, гладкие, без вторичных скульптур. Размер клеток в среднем 25×40 мкм. Устьица удлиненно-овальные, 20×30 мкм. Поверхность спермодермы ячеистая, нерегулярно гексагональная. Антиклинальные стенки слегка выпуклые. Границы клеток выпуклые, валикообразные. Внешние периклинальные стенки вогнутые, без вторичных скульптур. Размер клеток 20×30 мкм.

R. kokanica (см. таблицу, *5—8*). Орешки красновато-светлокоричневые, в очертании треугольно-яйцевидные, 4.5—5.0 мм дл., в поперечном сечении округло-треугольные, часто с уплощенными гранями в результате деформации внутри цинародия. На некоторых орешках прослеживаются ребра, как у *R. ecae*. Клетки перикарпия в очертании вытянутые, нерегулярно гексагональные. Антиклинальные стенки более или менее прямые. Границы клеток выпуклые, валикообразные. Внешние периклинальные стенки вогнутые, гладкие, без вторичных скульптур. Размер клеток в среднем 20×50 мкм. Устьица овальные, 25×30 мкм. Поверхность спермодермы ячеистая, гексагональная. Антиклинальные стенки более или менее прямые. Границы клеток выпуклые, валикообразные. Внешние периклинальные стенки вогнутые, сильно сморщенные, без вторичных скульптур. Размер клеток в среднем 20×30 мкм.

Первый тип перикарпия выявлен у видов *R. ecae* и *R. gracilipes* Chrshan. (*R. pimpinellifolia* auct. non L.), второй — у *R. kokanica* s. l., *R. haemisphaerica* Herrm. и *R. pimpinellifolia* L. Обращает на себя внимание тот факт, что к первой группе относятся виды, характеризуемые чашелистиками, отогнутыми по созревании плодов, а ко второй — поднятыми вверх. Подобная корреляция могла возникнуть на ранних этапах становления желтолепестных роз, которое, по мнению В. Г. Хржановского (1958), шло в конце третичного периода путем гибридизации от плетистых роз через секцию *Sericeae*. Наличие в пределах этой секции также двух типов структуры перикарпия позволяет говорить о ее гетерогенности, и нам представляется ошибочным объединение в один вид *R. sericea* Lindl. и *R. omeiensis* Rolfe под приоритетным названием *R. sericea*, осуществленное G. Rowley (1959). Гетерогенный характер имеет и *R. pimpinellifolia*, о чем писал Хржановский (1958), но что до сих пор не учитывают авторы региональных флор.

Если виды секции *Sericeae* являются наиболее древними в подроде *Chamaerhodon*, то группа видов, возникшая при аридизации климата, — это подлинно желтолепестные розы, наиболее типичными представителями которых явля-

ются *R. ecae* и виды родства *R. kokanica*: *R. kokanica*, *R. platyacantha* Schrenk и *R. ovczinnikovii* Koczk. Как уже отмечалось выше, в настоящее время их относят к секции *Pimpinellifoliae* наряду с видами секции *Luteae* и собственно *R. pimpinellifolia*. Однако если принять во внимание число хромосом этих видов (2n=14) — наименьшее среди представителей данной объединенной секции, можно предположить их исходную прародительскую роль при образовании, с одной стороны, шиповников из родства *R. pimpinellifolia* s. l. с желтовато-белыми и белыми лепестками и цельнокрайными чашелистиками (2n=28), а с другой — видов секции *Luteae* (2n=28), имеющих перистые чашелистики и желтую или красновато-желтую окраску лепестков. Последняя группа видов, по-видимому, произошла при гибридизации роз с желтыми и красными лепестками (Хржановский, 1958). Таким образом, внутри широко принимаемой ныне секции *Pimpinellifoliae* различаются 3 хорошо обособленные группы видов, отражающие разные направления эволюции и имеющие свои ареалы. Так, *Rosa ecae* и виды родства *R. kokanica* распространены в горах Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Гиндукуша и Тибета. Представители секции *Luteae* имеют более западный ареал, охватывающий территорию от Тянь-Шаня до северо-западной Турции. Вид *R. pimpinellifolia* s. l. широко распространен в Евразии от Атлантического до Тихого океана, заходя на севере на Скандинавский полуостров. С. В. Юзепчук (1941), отметив сборный характер секции *Pimpinellifoliae*, выделил в ее пределах циклы *Spinosissimae* Juz. и *Xanthinae* Juz. (nom. invalid.) и включил в последний *R. ecae*, *R. kokanica*, *R. platyacantha* и *R. turkestanica* Regel (err.). Мы предлагаем повысить ранг цикла *Xanthinae* до секционного и, таким образом, в пределах секции *Pimpinellifoliae* s. l. различать следующие три секции:

Sect. 1. *Pimpinellifoliae* DC. 1818, in Ser., Mus. Helv. Hist. Nat. 1 : 3. — Шипы преимущественно шиловидные, перемежающиеся многочисленными шипиками и щетинками; лепестки желтовато-белые или белые; чашелистики цельнокрайные; зрелые цинародии фиолетово-коричневые, почти черные.

Тип: *R. pimpinellifolia* L.

Sect. 2. *Luteae* Crép. 1872, Bul. Soc. Bot. Belg. 11 : 97. — Шипы немногочисленные, шиловидные или слегка уплощенные; лепестки желтые или красновато-желтые; чашелистики перистые; зрелые цинародии кирпично-красные.

Тип: *R. foetida* Herrm.

Sect. 3. **Kokanicae Buzun. sect. nov.** — Aculei a leviter dilatatis ad valde compressos; petala flava; sepala integerrima; cynarrodia maturitate violaceo-brunnea, subsicca. — Шипы от слегка уплощенных до сильно сжатых; лепестки желтые; чашелистики цельнокрайные; зрелые цинародии фиолетово-коричневые, суховатые.

Тип (typus): *R. kokanica* (Regel) Juz.

Виды (species): *R. ecae* Aitch., *R. kokanica* (Regel) Juz., *R. ovczinnikovii* Koczk., *R. platyacantha* Schrenk.

К этой же секции следует отнести *R. hugonis* Hemsl. и *R. xanthina* Lindl. — желтолепестные розы северных районов Китая. Однако систематическое положение их до сих пор неопределенно и требует дальнейшего изучения. Roberts (1977) принимает первый из этих видов лишь за форму второго.

ЛИТЕРАТУРА

Хржановский В. Г. Розы. М.: Сов. наука, 1958. 497 с. — *Юзепчук С. В.* Род роза (шиповник) — *Rosa* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 10. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 431—506. — *Jackson G.* The morphology of the flowers of *Rosa* and certain closely related genera. — Amer. J. Bot., 1934, vol. 21, N 8, p. 453—466. — *Klaštersky I. Rosa* L. — In: Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge, 1968, p. 25—32. — *Rehder A. Rosa* L. — In: Manual of cultivated trees and shrubs. 2nd ed. N. Y., 1949, p. 426—451. — *Roberts A. V.* Relationship between species in the genus *Rosa* section *Pimpinellifoliae*. — Bot. J. Lin. Soc., 1977, vol. 74, N 4, p. 309—328. — *Rowley G. D.* Some naming problems in *Rosa*. — Bul. Jard. Bot. Bruxelles, 1959, vol. 29, p. 205—211. — *Zieliński J. Rosaceae* II: *Rosa*. — In: *Rechinger K. H.* Flora Iranica, 1982, N 152. 32 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 VI 1985.

УДК 582.89 (575.2) Бот. журн., т. 71, № 4

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, Ю. В. Баранова,
М. Г. Васильева, Т. В. Лаврова, Л. П. Томкович

ЗОНТИЧНЫЕ АЛАЙСКОГО ХРЕБТА

M. G. PIMENOV, E. V. KLUYKOV, Ju. V. BARANOVA, M. G. VASSILJEVA, T. V. LAVROVA, L. P. TOMKOVICH. THE *UMBELLIFERAE* OF THE ALAI MOUNTAIN RIDGE

На основе изучения обширных гербарных материалов и собственных полевых наблюдений впервые составлен полный список зонтичных Алайского хребта. В списке приведено 96 видов, относящихся к 47 родам, в том числе 10 видов из 7 родов — эндемичные. Для всех видов составлены точечные карты распространения в пределах Алайского хребта, определены типы ареалов. Преобладают виды с горно-среднеазиатским и древнесредиземноморским типами ареалов. Максимальное видовое разнообразие сосредоточено в поясах пырейных и типчаковых степей и арчевников.

Флора Алайского хребта относится к числу наименее изученных флор не только Памиро-Алая, но и всей горной Средней Азии. Об этом определенно пишет Р. В. Камелин (1973): «Нет вообще ни одного списка, характеризующего флору какого-либо естественного участка этого района» (с. 107), «флора более восточной части Алайского хребта . . . совершенно неисследована» (с. 108), «флора степной Алайской котловины и обращенных в нее склонов Алайского и Заалайского хребтов также не изучена» (с. 109). Это надо понимать в том смысле, что нет списков флоры хребта в целом или хотя бы отдельных долин и бассейнов рек и нет также ориентировочных подсчетов численности видов конкретных флор и флоры хребта в целом. Гербарного же материала с Алайского хребта, начиная с классических сборов О. А. Федченко 1871 г., накоплено уже много.

Между тем географическое положение Алайского хребта на стыке различных географических областей, которые в то же время являются и ботанико-географическими регионами — Тянь-Шаня, Памиро-Алая и Кашгарии, относящейся уже к Центральной Азии (Грубов, 1959, 1963), предопределяет повышенный интерес к изучению его флоры уже потому, что здесь проходят рубежи ареалов многих видов. Известно, что оригинальность флоры Алайского хребта велика; здесь встречается много эндемичных видов разных семейств, например оригинальная *Physochlaina alaica* Korot.; есть и родовые эндемики — роды *Fumariola* Korsh. и *Nathaliella* B. Fedtsch.

В данной работе мы рассматриваем лишь одно сем. *Umbelliferae*, различными аспектами изучения которого наша группа занимается ряд лет. Хотя такое исследование не может не показаться односторонним, но оно позволяет достигнуть той полноты и конкретности, которая сейчас недоступна в анализе всей флоры в целом. В основу нашего анализа положены как собственные экспедиционные исследования 1969, 1973, 1975 и 1981 гг., так и материалы гербариев LE, включая новейшие обширные сборы С. С. Иконникова и Г. М. Ладыгиной, MW, TAK, TASH, FRU, TAD. В 1975 г. на южном склоне Алайского хребта, на границе Таджикистана и Киргизии, была найдена замечательная *Cnidiocarpa alaica*, не имеющая во флоре Средней Азии близкородственных видов. Особенно результативной оказалась экспедиция 1981 г., когда нам удалось посетить не только те места, откуда существует много гербарных сборов (в первую очередь из долины р. Гульчи), но и последовательно собирать гербарий в долинах Соха, Исфайрамсая, Абширсая, Киргиз-аты, Акбуры, Гульчи и Тара. Перед этой поездкой был составлен список зонтичных Алайского хребта, включающий 72 вида; однако полевые исследования 1981 г. заставили внести в него существенные коррективы. Было собрано 6 новых видов из родов *Seseli*, *Aulacospermum*, *Ferula*, *Seselopsis*, *Paulita* Soják (=Neopaulia) [1] и 10 видов, ранее никем не ука-

---

[1] Описывая новый вид из этого рода (Пименов и др., 1983), мы учитывали, что род нельзя называть *Paulia* Korov. из-за наличия более раннего омонима *Paulia* Fée (Soják, 1982), и предложили название *Neopaulia* M. Pimen. et Kljuykov, не имея тогда возможности позна-

занных для Алайского хребта. Наличие 7 видов на этом хребте установлено по гербарному материалу. Все это показывает, сколь недостаточно изучена флора Алайского хребта и сколько нового она может дать в настоящем и будущем.

Природные условия

Алайский хребет представляет собой мощную антиклиналь; его современный рельеф сформировался главным образом в результате интенсивного поднятия, начиная с раннего плиоцена, но в основном в середине плейстоцена—голоцена (Ранцман, 1975). По последнему геоморфологическому районированию Средней Азии он относится не к Памиро-Алаю, а к южному Тянь-Шаню, так как граница крупных горных областей проведена в этом районировании по Алайской долине и долине р. Сурхоб. Алайский хребет имеет широтное простирание и длину 400 км (от горного узла Матай с пиком Игла на западе до сочленения с Ферганским и Кокшаальским хребтами на востоке).

Средняя высота гребня Алайского хребта — 4571, наибольшая высота — 5880 м над ур. м. (в истоках р. Сох). Северный склон, обращенный к Ферганской долине, образован рядом грядовых поднятий, параллельных главному гребню, в результате чего возникает своеобразное кулисообразное строение. Некоторые из передовых хребтов достигают 5000 м (например, хребет Кичик-Алай). На Алайском хребте известно современное оледенение; ледники небольшие, но общее их число достигает 240. Северный склон хребта прорезан глубокими ущельями, а там, где реки прорываются через передовые хребты, образуются каньоны с вертикальными скалистыми склонами (Корженевский, 1954). Предгорья хребта, спускающиеся в Ферганскую долину, сложены мощными лёссовыми отложениями, образующими мягкие невысокие складки адыров. Лёссовые адыры чередуются с современными и древними конусами выноса рек. Южный склон хребта расчленен троговыми и молодыми эрозионными врезами (Сахарова, 1973). Он значительно короче северного склона, а перепад высот от гребня до Алайской долины (1200—2000 м) в 2—3 раза меньше, чем на северном склоне.

Поясность растительного покрова северного склона Алайского хребта описана И. В. Выходцевым (1956) и К. В. Станюковичем (1973). Они выделяют пояс полынно-эфемеровых пустынь (до 700 м); пояс предгорных и обогащенных полынно-эфемеровых пустынь (700—1500 м); пояс пырейных степей с фисташкой (1500—2000 м); пояс типчаковых степей и арчевников (Выходцев делит его на два самостоятельных пояса), который доходит до 3000—3200 м, пояс субальпийских степей, остепненных лугов и арчевых стлаников (3200—3500 м) и, наконец, пояс кобрезников (до 4000 м). С высоты 4000 м (а местами и несколько ниже) начинается нивальный пояс. На южном склоне Алайского хребта выделяются пояса остепненных пустынь, типчаковых степей, гемикриптофитных типчаковых степей с пятнами лугов и пояс кобрезников, степей и подушечников (Станюкович, 1973).

В результате критического анализа всего доступного материала мы составили список представителей сем. *Umbelliferae* Алайского хребта, насчитывающий 96 видов (см. таблицу); для всех видов составлены карты местонахождений на этой территории (рис. 1—4).

Согласно существующему природному районированию, северный склон Алайского хребта делится на два района — западно-алайский и восточно-алайский (Бабушкин, 1954). Граница между ними проходит по водоразделу Абширсай—Исфайрамсай. На южном склоне хребта мы проводим границу между западным и восточным районами примерно на широте Дараут-Кургана и перевала Тенгизбай. Эта граница в целом соответствует границе между Карамукским среднегорно-высокогорным и Южноалайским среднегорным ландшафтными

комиться с работой J. Soják (1981), в которой взамен *Paulia* Korov. предложено новое родовое название *Paulita* Soják. Поскольку *Paulita* и *Neopaulia* конгенеричные, для нового вида с Алайского хребта следует сделать новую комбинацию — *Paulita alaica* (M. Pimen. et Kljuykov) M. Pimen. et Kljuykov comb. nov. (*Neopaulia alaica* M. Pimen. et Kljuykov — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1562).

Список видов сем. *Umbelliferae* Алайского хребта

Вид	№ рисунка	Распространение в пределах хребта				Тип ареала
		СЗ	СВ	ЮЗ	ЮВ	
Eryngium macrocalyx Schrenk	1, *А*, *1*	+	+	+	—	Горносреднеазиатско-афганский
Scandix pecten-veneris L.	1, *А*, *2*	—	+	+	—	Древнесредиземноморский
S. stellata Banks et Soland.	1, *А*, *3*	+	+	—	—	»
Torilis arvensis (Huds.) Link	1, *А*, *4*	—	+	—	—	»
Anthriscus glacialis Lipsky	1, *А*, *5*	—	+	—	—	Горно-среднеазиатский
Turgenia latifolia (L.) Hoffm.	1, *А*, *6*	+	+	+	—	Древнесредиземноморский
Cuminum setifolium (Boiss.) K.-Pol.	1, *А*, *7*	+	—	—	—	Ирано-туранский
Daucus carota L.	1, *А*, *8*	+	+	+	—	Древнесредиземноморский
Schrenkia vaginata (Ledeb.) Fisch. et C. A. Mey.	1, *Б*, *1*	+	+	—	—	Восточноказахстанско-среднеазиатский
S. golickeana (Regel et Schmalh.) B. Fedtsch.	1, *Б*, *2*	+	—	—	—	Горно-среднеазиатский
Kosopoljanskia turkestanica Korov.	1, *Б*, *3*	—	+	—	—	Тяньшанско-алайский
Korshinskya olgae (Regel et Schmalh.) Lipsky	1, *Б*, *4*	+	+	+	—	Памиро-алайский
Hymenolaena pimpinellifolia Rupr.	1, *Б*, *5*	+	+	+	—	Горно-среднеазиатский
Aulacospermum gracile M. Pimen. et Kljuykov	1, *Б*, *6*	—	+	—	—	Алайский (эндемичный)
A. simplex Rupr.	1, *Б*, *7*	—	+	—	—	Тяньшанско-алайский
A. roseum Korov.	1, *Б*, *8*	+	+	+	+	Памироалайско-западнотяньшанский
A. alaicum M. Pimen. et Kljuykov	1, *Б*, *9*	+	—	—	—	Алайский (эндемичный)
Eremodaucus lehmannii Bunge	1, *В*, *1*	+	+	—	—	Ирано-среднеазиатский
Conium maculatum L.	1, *В*, *2*	—	+	+	—	Евразиатский
Prangos gyrocarpa Kuzmina	1, *В*, *3*	—	—	+	+	Алайский (эндемичный)
P. lipskyi Korov.	1, *В*, *4*	+	+	—	—	Западнотяньшанско-алайский
P. pabularia Lindl.	1, *В*, *5*	+	+	+	—	Горносреднеазиатско-западногималайский
P. fedtschenkoi (Regel. et Schmalh.) Korov.	1, *В*, *6*	+	+	—	—	Западнотяньшанско-памироалайский
Bupleurum gulczense O. et B. Fedtsch.	1, *В*, *7*	—	+	—	—	Алайско-ферганский
B. densiflorum Rupr.	1, *В*, *8*	—	+	+	+	Горно-среднеазиатский
B. linczevskii M. Pimen. et Sdobnina	1, *В*, *9*	—	—	+	—	Памиро-алайский
B. exaltatum Bieb.	1, *Г*, *1*	+	+	+	—	Восточно-средиземноморский
B. ferganense Lincz.	1, *Г*, *2*	—	+	—	—	Западнотяньшанско-алайский
B. rotundifolium L.	1, *Г*, *3*	+	—	—	—	Евразиатско-древнесредиземноморский
Elaeosticta alaica (Lipsky) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov	1, *Г*, *4*	+	+	+	—	Западнотяньшанско-памироалайский
E. ugamica (Korov.) Korov.	1, *Г*, *5*	—	+	—	—	Западнотяньшанско-алайский
E. knorringiana (Korov.) Korov.	1, *Г*, *6*	+	+	—	—	То же
E. hirtula (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov	2, *А*, 1	+	+	+	—	Западнотяньшанско-памироалайский
E. ferganensis (Lipsky) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov	2, *А*, *2*	+	+	—	+	Западнотяньшанско-алайский
E. tschimganica (Korov.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov	2, *А*, *3*	+	—	—	—	То же
E. allioides (Regel et Schmalh.) Kljuykov, M. Pimen. et V. Tichomirov	2, *А*, *4*	+	+	+	—	Ирано-среднеазиатский
Galagania fragrantissima Lipsky	2, *Б*, *1*	+	+	+	—	Горно-среднеазиатский
G. ferganensis (Korov.) M. Vassil. et M. Pimen.	2, *Б*, *2*	+	+	+	—	Западнотяньшанско-памироалайский
Hyalolaena bupleuroides (Schrenk) M. Pimen. et Kljuykov	2, *Б*, *3*	+	+	—	—	Туранско-горносреднеазиатский
Oedibasis tamerlanii (Lipsky) Korov. ex Nevski	2, *Б*, *4*	+	—	—	—	Ферганско-памироалайский
Mogoltavia sewerzowii (Regel) Korov.	2, *Б*, *5*	+	+	—	—	Западнотяньшанско-северопамироалайский
Bunium chaerophylloides (Regel et Schmalh.) Drude	2, *В*, *1*	+	+	—	—	Ирано-среднеазиатский

	№ рисунка	Распространение в пределах хребта				Тип ареала
		СЗ	СВ	ЮЗ	ЮВ	
B. setaceum (Schrenk) H. Wolff	2, *В*, *2*	—	+	—	—	Монгольско-тяньшанско-алайский
B. intermedium Korov.	2, *В*, *3*	+	—	+	—	Западнотяньшанско-памиро-алайский
B. persicum (Boiss.) B. Fedtsch.	2, *В*, *4*	+	+	+	—	Ирано-среднеазиатский
Carum carvi L.	2, *Г*, *1*	+	+	+	+	Евразиатский
Vicatia coniifolia DC.	2, *Г*, *2*	+	+	+	+	Южносибирско-среднеазиатско-гималайский
Aphanopleura capillifolia (Regel et Schmalh.) Lipsky	2, *Г*, *3*	+	+	—	—	Туранско-горносреднеазиатско-афганский
Pimpinella puberula (DC.) Boiss.	2, *Г*, *4*	+	—	—	—	Восточно-средиземноморский
P. peregrina L.	2, *Г*, *5*	+	—	—	—	Древнесредиземноморский
Aegopodium alpestre Ledeb.	3, *А*, *1*	+	+	—	+	Азиатский
A. tadshikorum Schischk.	3, *А*, *2*	+	+	+	—	Горно-среднеазиатский
Sium sisaroideum DC.	3, *А*, *3*	—	—	+	—	Древнесредиземноморский
S. medium Fisch. et C. A. Mey.	3, *А*, *4*	+	+	—	—	Туранско-горносреднеазиатский
Siella erecta (Huds.) M. Pimen.	3, *А*, *5*	+	+	—	—	Плюрирегиональный
Seseli alaicum M. Pimen.	3, *Б*, *1*	+	+	—	—	Алайский (эндемичный)
S. mucronatum (Schrenk) M. Pimen. et Sdobn.	3, *Б*, *2*	+	+	+	+	Горносреднеазиатско-гималайский
S. schrenkianum (C. A. Mey. ex Schischk.) M. Pimen. et Sdobn.	3, *Б*, *3*	—	+	+	—	Горно-среднеазиатский
S. tenuisectum Regel et Schmalh.	3, *Б*, *4*	+	—	—	—	Западнотяньшанско-северопамироалайский
S. unicaule (Korov.) M. Pimen.	3, *Б*, *5*	+	+	—	—	Западнотяньшанско-алайский
S. karateginum Lipsky	3, *Б*, *6*	+	—	+	—	Алайский (эндемичный)
S. lehmannianum (Bunge) Boiss.	3, *Б*, *7*	+	—	—	—	Памиро-алайский
Mediasia macrophylla (Regel et Schmalh.) M. Pimen.	3, *В*, *1*	+	+	—	—	Западнотяньшанско-памиро-алайский
Schulzia crinita (Pall.) Spreng.	3, *В*, *2*	—	+	—	+	Сибирско-горносреднеазиатский
Paraligusticum discolor (Ledeb.) V. Tichomirov	3, *В*, *3*	—	+	+	—	Алтайско-горносреднеазиатский
Cnidiocarpa alaica M. Pimen.	3, *В*, *4*	—	—	+	—	Алайский (эндемичный)
Paulita alaica (M. Pimen. et Kljuykov) M. Pimen. et Kljuykov	3, *В*, *5*	—	+	—	—	»
Seselopsis pusilla M. Pimen. et Lavrova	3, *В*, *6*	—	+	—	—	»
Dimorphosciadium gayoides (Regel et Schmalh.) M. Pimen.	3, *В*, *7*	—	+	+	—	Западнотяньшанско-памиро-алайский
Alposelinum albomarginatum (Schrenk) M. Pimen.	3, *Г*, *1*	+	+	+	+	Горно-среднеазиатский
Conioselinum tataricum Fisch. ex Hoffm.	3, *Г*, *2*	+	+	—	—	Евразиатский
C. schugnanicum B. Fedtsch.	3, *Г*, 3	—	+	+	+	Памиро-алайский
Angelica komarovii (Schischk.) V. Tichomirov	3, *Г*, *4*	—	+	+	—	Ферганско-памироалайский
A. brevicaulis (Rupr.) B. Fedtsch.	3, *Г*, *5*	+	+	+	—	Горно-среднеазиатский
A. ternata Regel et Schmalh.	3, *Г*, *6*	+	—	+	+	Памироалайско-афганский
Ferula foetida (Bunge) Regel	4, *А*, *1*	—	+	—	—	Туранский
F. kelleri K.-Pol.	4, *А*, *2*	—	+	—	—	Тяньшанско-северопамиро-алайский
F. kokanica Regel et Schmalh.	4, *А*, *3*	+	—	+	—	Памироалайско-западногималайский
F. foetidissima Regel et Schmalh.	4, *А*, *4*	+	+	+	+	Западнотяньшанско-памиро-алайский
F. kuhistanica Korov.	4, *А*, *5*	+	+	+	+	Горносреднеазиатско-афганский
F. gigantea B. Fedtsch.	4, *А*, *6*	—	—	+	—	Памиро-алайский
F. lipskyi Korov.	4, *Б*, *1*	+	—	—	—	Алайско-ферганский
F. karategina Lipsky ex Korov.	4, *Б*, *2*	—	—	+	—	Памиро-алайский
F. ovina (Boiss.) Boiss.	4, *Б*, *3*	+	+	—	—	Ирано-среднеазиатский
F. subtilis Korov.	4, *Б*, *4*	+	—	—	—	Алайский (эндемичный)
F. vicaria Korov.	4, *Б*, *5*	+	—	—	—	Северопамиро-алайский

	№ рисунка	Распространение в пределах хребта				Тип ареала
		СЗ	СВ	ЮЗ	ЮВ	
F. penninervis Regel et Schmalh.	4, *Б*, *6*	+	+	—	—	Горно-среднеазиатский
F. korshinskyi Korov.	4, *В*, *1*	+	+	—	—	Западнотяньшанско-алайский
F. transiliensis (Herd.) M. Pimen.	4, *В*, *2*	—	+	+	—	Горно-среднеазиатский
F. alaica M. Pimen.	4, *В*, *3*	+	—	—	—	Алайский (эндемичный)
Fergania polyantha (Korov.) M. Pimen.	4, *В*, *4*	+	+	—	—	Северопамиро-алайский
Dorema microcarpum Korov.	4, *Г*, *1*	+	+	—	—	Западнотяньшанско-алайский
Heracleum lehmannianum Bunge	4, *Г*, *2*	+	+	+	—	Горносреднеазиатско-афганский
Tetrataenium olgae (DC.) Manden.	4, *Г*, *3*	+	+	+	—	Памироалайско-западногималайский
Semenovia dasycarpa (Regel et Schmalh.) Korov.	4, *Г*, *4*	+	+	+	—	Горносреднеазиатско-афганский
Zosima korovinii M. Pimen.	4, *Г*, *5*	—	+	+	—	Горно-среднеазиатский

округами (Сахарова, 1973). В резул тате мы подразделяем хребет на 4 района — северо-западный, северо-восточный, юго-западный и юго-восточный и отмечаем в таблице расп..страненне видов зонтичных в каждом из этих районов.

Результаты и их обсуждение

В результате критического пересмотра сем. *Umbelliferae* с учетом обширных новых гербарных сборов мы определили, что оно включает 96 видов из 47 родов. Во «Флоре Киргизии» (Никитина и др., 1959) приведены 63 вида, из них 10 указаны ошибочно, один вид приведен дважды, а многие — под неверными названиями.

Некоторые флористические находки заслуживают, чтобы быть специально отмеченными.

Kosopoljanskya turkestanica. — До сих пор этот вид был известен только из Тянь-Шаня (Сырдарьинский Каратау, Таласский Алатау, долины рек Таласс и Джумгола). Впервые найден на Алайском хребте в 1979 г. С. С. Иконниковым и А. В. Фридманом. Мы посетили пестроцветные обнажения в верхнем течении р. Акбуры и убедились в наличии там изолированной популяции *K. turkestanica*. Никаких морфологических отличий растений этой популяции от растений Тянь-Шаня обнаружить не удалось. Интересно, что на тех же обнажениях встречаются и некоторые специфические пестроцветные виды, местонахождения которых оторваны от их основного ареала. Здесь найдены *Mogoltavia sewerzowii* (ближайшая точка ареала на водоразделе рек Сох и Шахимардан) и *Fergania polyantha* (самое восточное известное ранее местонахождение было в бассейне р. Исфайрам; мы нашли этот вид также близ Науката).

Elaeosticta tschimganica. — Ранее было известно, что этот вид распространен только в Западном Тянь-Шане от Чимгана на севере до центральной части Ферганского хребта на юго-востоке (Клюйков, Пименов, 1978). Мы нашли *E. tschimganica* в долине р. Исфайрамсай.

E. ferganensis впервые приведен для Алайского хребта, где этот вид оказался нередким. Для Алайского хребта был известен описанный отсюда (бассейн р. Гульча) вид *Scaligeria korshinskyi* (Lipsky) Korov., который мы первоначально считали синонимом *E. hirtula*, но, изучив популяции в классическом местонахождении, мы убедились в идентичности его с *E. ferganensis*.

Впервые для Алайского хребта мы приводим 2 вида рода *Sium* — *S. sisaroideum* и *S. medium*. Оба найдены лишь в специфических условиях (горные болота) и, видимо, не имеют широкого распространения. *S. sisaroideum* известен из од-

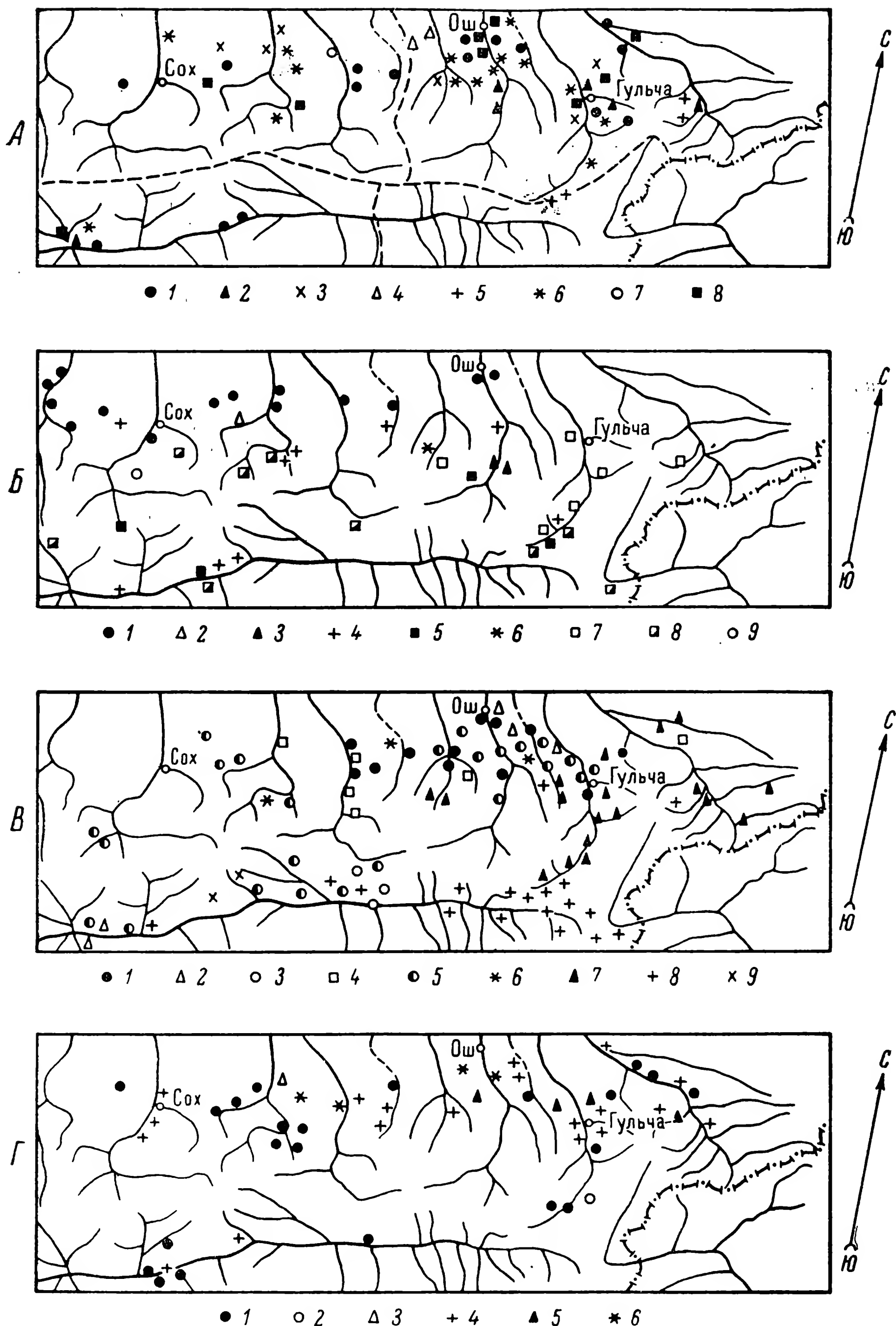


Рис. 1. Карты местонахождений видов сем. *Umbelliferae* на Алайском хребте.

А: *1* — *Eryngium macrocalyx*, *2* — *Scandix pecten-veneris*, *3* — *S. stellata*, *4* — *Torilis arvensis*, *5* — *Anthriscus glacialis*, *6* — *Turgenia latifolia*, *7* — *Cuminum setifolium*, *8* — *Daucus carota*; *штриховая линия* — граница между природными районами Алайского хребта. *Б*: *1* — *Schrenkia vaginata*, *2* — *S. golickeana*, *3* — *Kosopoljanskia turkestanica*, *4* — *A. Korshinskya olgae*, *5* — *Hymenolaena pimpinellifolia*, *6* — *Aulacospermum gracile*, *7* — *A. simplex*, *8* — *A. roseum*, *9* — *A. alaicum*. *В*: *1* — *Eremodaucus lehmannii*, *2* — *Conium maculatum*, *3* — *Prangos gyrocarpa*, *4* — *P. lipskyi*, *5* — *P. pabularia*, *6* — *P. fedtschenkoi*, *7* — *Bupleurum gulczense*, *8* — *B. densiflorum*, *9* — *B. linczevskii*. *Г*: *1* — *Bupleurum exaltatum*, *2* — *B. ferganense*, *3* — *B. rotundifolium*, *4* — *Elaeosticta alaica*, *5* — *E. ugamica*, *6* — *E. knorringiana*.

ного местонахождения на южном склоне хребта, а *S. medium* — из нескольких точек северного склона.

Seseli tenuisectum. — Найден на скалах в долине р. Сох, восточнее известных ранее точек ареала в бассейне р. Исфары (Пименов, 1974). Местообитание

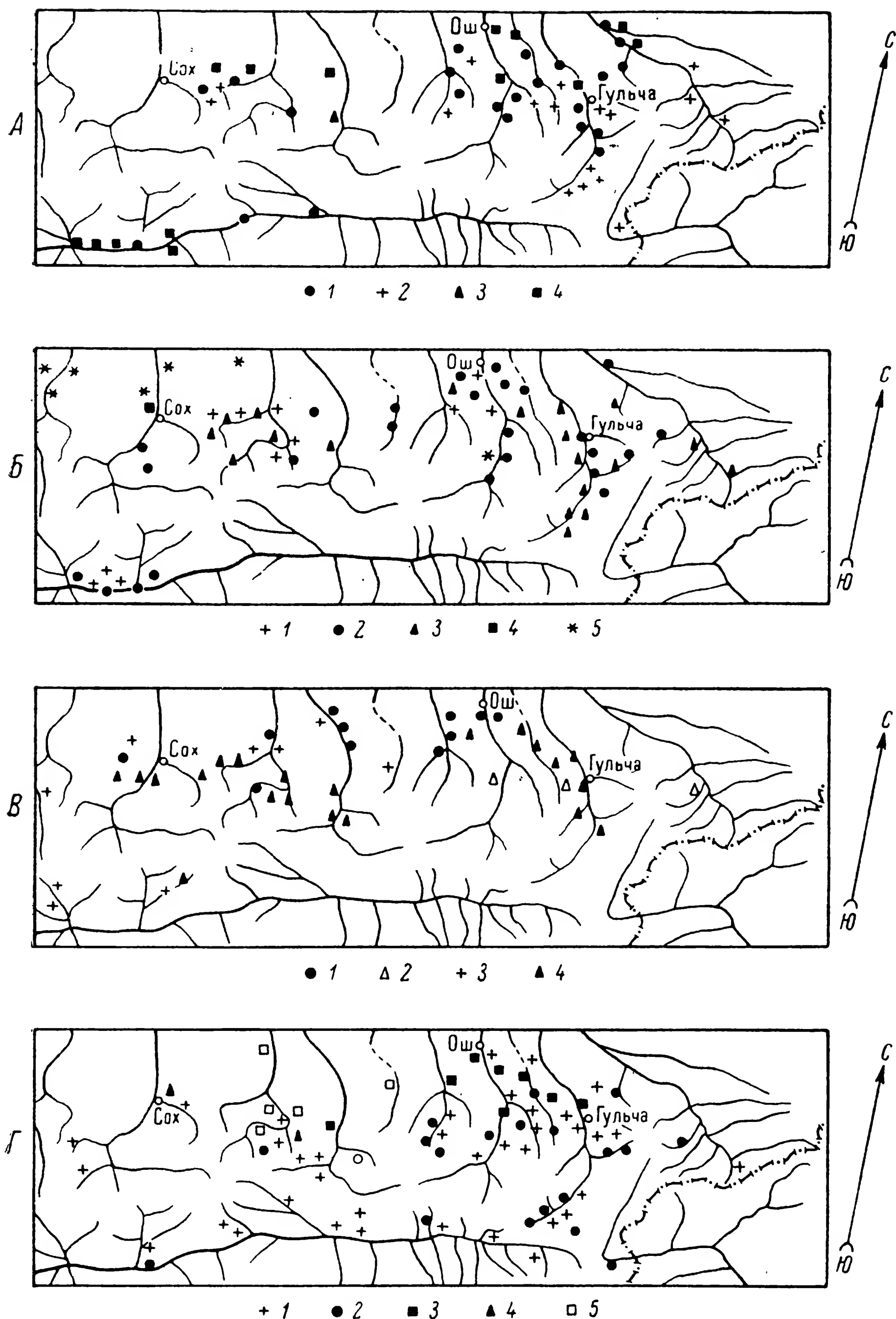


Рис. 2. То же, что и на рис. 1.

А: 1 — *Elaeosticta hirtula*, 2 — *E. ferganensis*, 3 — *E. tschimganica*, 4 — *E. allioides*. *Б*: 1 — *Galagania fragrantissima*, 2 — *G. ferganensis*, 3 — *Hyalolaena bupleuroides*, 4 — *Oedibasis tamerlanii*, 5 — *Mogoltavia sewerzowii*. *В*: 1 — *Bunium chaerophylloides*, 2 — *B. setaceum*, 3 — *B. intermedium*, 4 — *B. persicum*. *Г*: 1 — *Carum carvi*, 2 — *Vicatia coniifolia*, 3 — *Aphanopleura capillifolia*, 4 — *Pimpinella puberula*, 5 — *P. peregrina*.

вида типичное — крутые обрывы известняковых скал. Некоторые изменения можно внести также в представления о распространении на Алайском хребте следующих видов рода *Seseli* L.: *S. unicaule* ранее был указан на запад до долины р. Акбуры, а также в Алайской долине. Местонахождения в Алайской долине относятся к близкому виду *S. karateginum*, а *S. unicaule* растет только на северном склоне хребта. Западная граница ареала последнего вида здесь проходит в междуречье Соха и Шахимардана, близ пос. Хайдаркент.

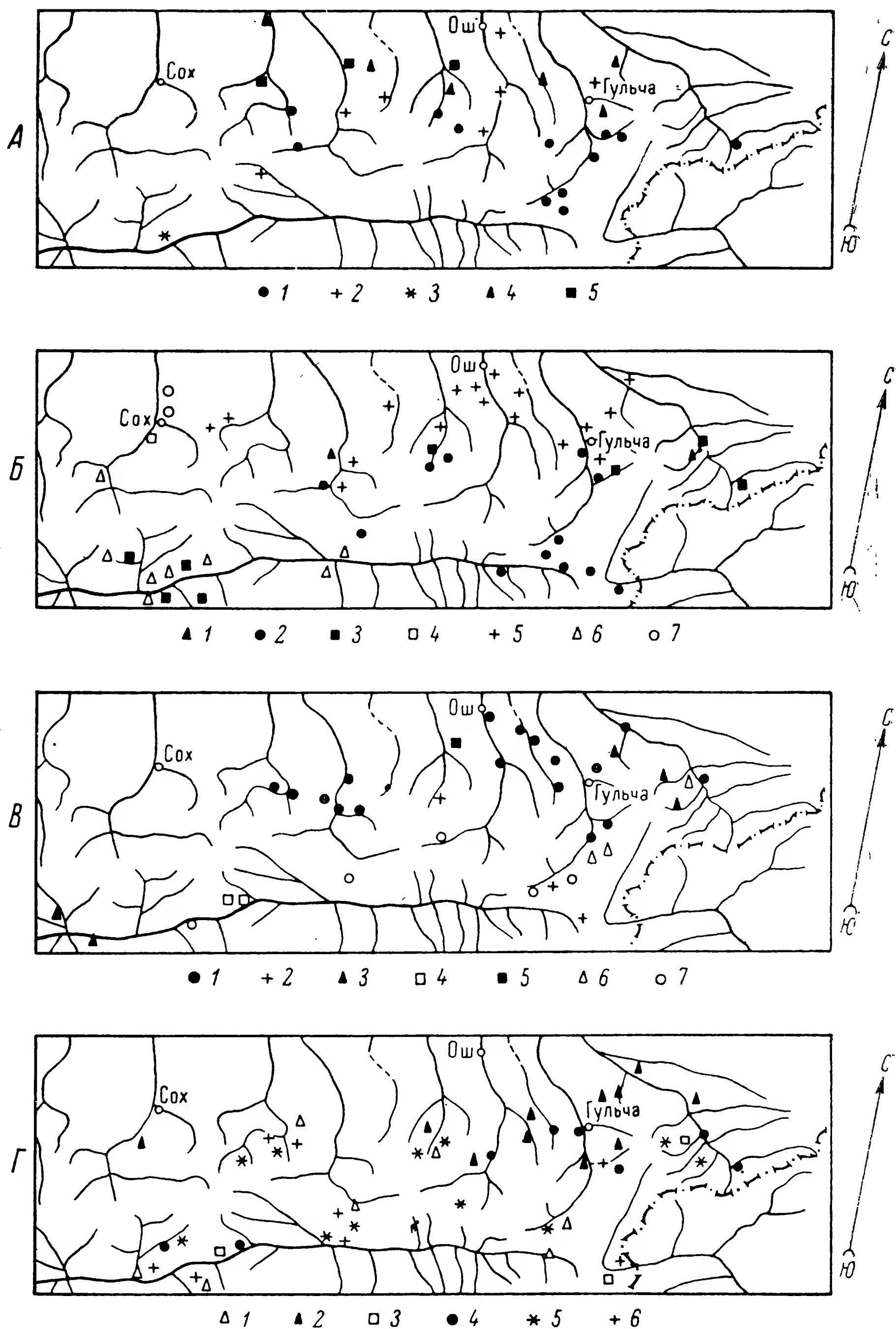


Рис. 3. То же, что и на рис. 1.

А: *1* — *Aegopodium alpestre*, *2* — *A. tadshikorum*, *3* — *Sium sisaroideum*, *4* — *S. medium*, *5* — *Siella erecta*. *Б*: *1* — *Seseli alaicum*, *2* — *S. mucronatum*, *3* — *S. schrenkianum*, *4* — *S. tenuisectum*, *5* — *S. unicaule*, *6* — *S. karateginum*, *7* — *S. lehmannianum*. *В*: *1* — *Mediasia macrophylla*, *2* — *Schulzia crinita*, *3* — *Paraligusticum discolor*, *4* — *Cnidiocarpa alaica*, *5* — *Paulita alaica*, *6* — *Seselopsis pusilla*, *7* — *Dimorphosciadium gayoides*. *Г*: *1* — *Alposelinum albomarginatum*, *2* — *Conioselinum tataricum*, *3* — *C. schugnanicum*, *4* — *Angelica komarovii*, *5* — *A. brevicaulis*, *6* — *A. ternata*.

Conioselinum schugnanicum. — Ранее считался видом, эндемичным для горного Бадахшана, Зеравшанского, Гиссарского и Каратегинского хребтов. Найден нами близ пос. Кичик-Карамык, а также в бассейне р. Тар близ пос. Ойтал (гора Каратума), т. е. не только на южном, но и на северном склоне Алайского хребта.

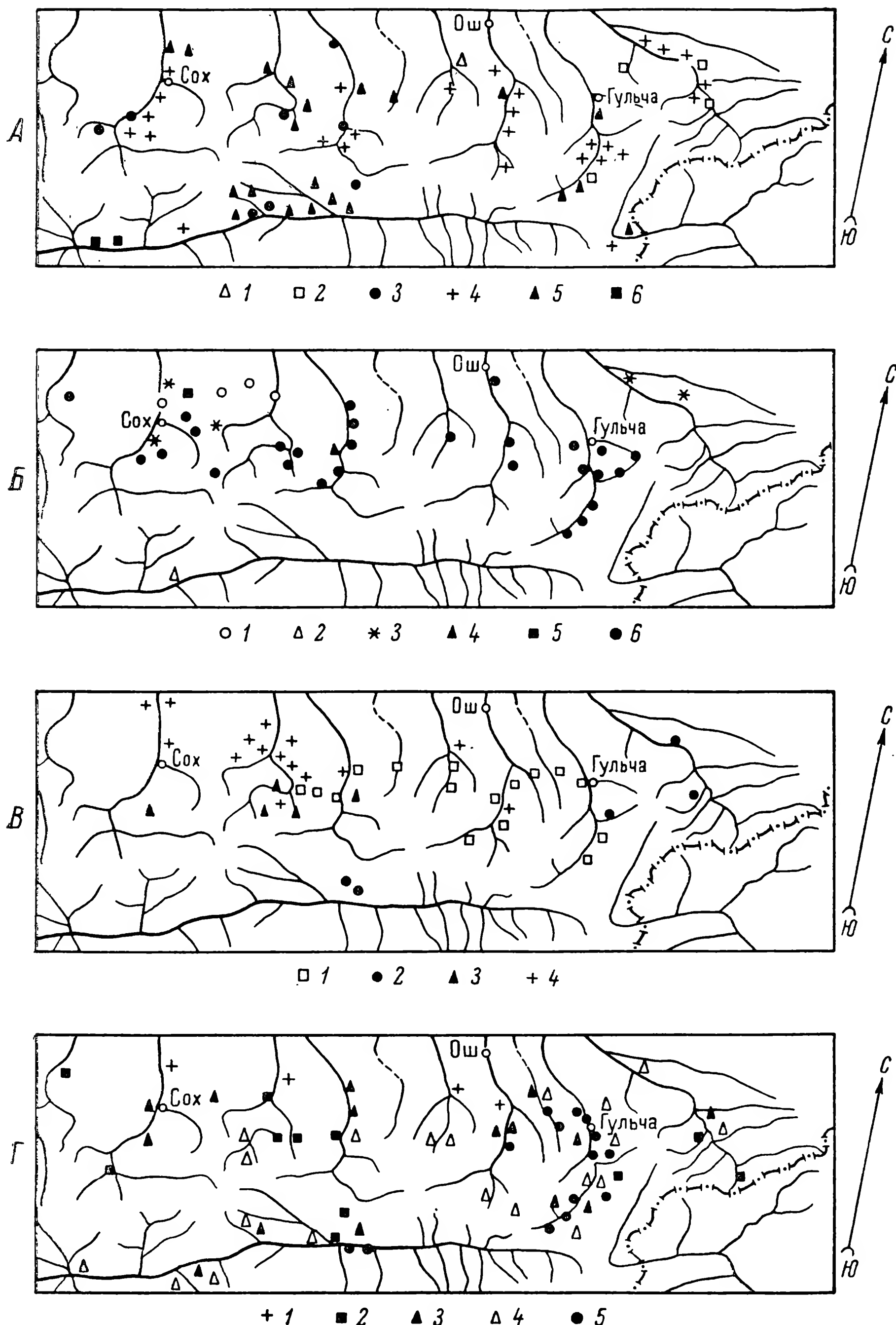


Рис. 4. То же, что и на рис. 1.

А: 1 — *Ferula foetida*, 2 — *F. kelleri*, 3 — *F. kokanica*, 4 — *F. foetidissima*, 5 — *F. kuhistanica*, 6 — *F. gigantea*. *Б*: 1 — *Ferula lipskyi*, 2 — *F. karategina*, 3 — *F. ovina*, 4 — *F. subtilis*, 5 — *F. vicaria*, 6 — *F. penninervis*. *В*: 1 — *Ferula korshinskyi*, 2 — *F. transiliensis*, 3 — *F. alaica*, 4 — *Fergania polyantha*. *Г*: 1 — *Dorema microcarpum*, 2 — *Heracleum lehmannianum*, 3 — *Tetrataenium olgae*, 4 — *Semenovia dasycarpa*, 5 — *Zosima korovinii*.

Ferula foetida. — Совершенно неожиданно был найден на пестроцветах между пос. Наукат и г. Ош. Местообитание, не совсем типичное для этого вида подгорных глинистых и песчаных пустынь, хотя в некоторых частях обширного ареала *F. foetida* можно наблюдать на пестроцветах (например, Южный Таджикистан, хр. Ходжа-Козиан; Бадхыз, котловина оз. Еройландуз). Ближайшая точка ареала — в предгорьях Моголтау.

F. gigantea. — В бассейне р. Сурхоб мы проследили распространение этого преимущественно южнотаджикского и бадахшанского вида на северо-восток. Границу ареала теперь следует проводить выше пос. Джиргиталь, т. е. по крайней юго-западной оконечности Алайского хребта.

F. kelleri. — Этот вид мы приводим впервые для Алайского хребта, хотя, как выяснилось, он здесь нередок. Найден также на Туркестанском хребте (верховья р. Исфара). Основной ареал вида относится к Тянь-Шаню, где он широко распространен от Заилийского Алатау до Ферганского хребта (откуда повторно описан как *F. foliosa* Korov.) и Центрального Тянь-Шаня.

Число видов зонтичных на Алайском хребте оказалось одним из самых высоких по сравнению с близкими по площади территориями горной Средней Азии. Флора зонтичных Алайского хребта уступает по числу видов лишь соответствующим показателям для хребтов Западного Тянь-Шаня и Кухистана. Общее число родов сем. *Umbelliferae* на Алайском хребте 47, эндемичных среди них нет. К числу субэндемичных можно отнести виды родов *Mogoltavia*, *Fergania* и, может быть, *Seselopsis*. Род *Cnidiocarpa* не представлен во флоре других хребтов горной Средней Азии.

Крупнейшим по числу видов родом является, как и вообще в Средней Азии, род *Ferula*. На Алайском хребте растут 15 видов этого рода. Далее следуют роды *Seseli* и *Elaeosticta* (по 7 видов), *Bupleurum* (6 видов), *Prangos*, *Aulacospermum* и *Bunium* (по 4 вида).

В пределах Алайского хребта виды зонтичных распространены неравномерно. Сейчас для северо-западной части хребта известно 66 видов, в том числе 11, не встречающихся в других частях Алайского хребта. Для северо-восточной части эти цифры равны 71 и 13 соответственно, для юго-западной — 45 и 5, а в юго-восточной встречается только 14 видов, причем нет ни одного, ограниченного в пределах хребта только этим районом. Видов, распространенных на северном склоне и отсутствующих на южном, — 48; наоборот, встречающихся только на южном — лишь 6. Отдавая себе отчет в том, что дальнейшие исследования приведут к пополнению списков зонтичных отдельных частей хребта, мы считаем тем не менее, что подобное соотношение видов вряд ли существенно изменится.

Мы распределили виды зонтичных Алайского хребта по типам ареалов (см. таблицу), несколько модифицировав классификацию последних, предложенную Камелиным (1973). Начнем обзор географических связей алайских зонтичных с рассмотрения эндемичных видов. В настоящее время выявлено 10 таких видов из 7 родов. Они обычно узкоэндемичны для отдельных участков хребта, а нередко известны из одной долины. Большинство эндемичных видов принадлежит к широко распространенным в Средней Азии родам. Одни из них имеют древнесредиземноморский ареал. К их числу относится род *Ferula*; некоторые его виды выходят за пределы даже очень широко понимаемого Средиземья, но основная масса их встречается в этой области, причем наиболее многочисленны виды в восточном Средиземье. Древнесредиземноморский ареал имеют роды *Prangos*, *Seseli* и *Bunium*. Ареал рода *Seseli* шире Средиземья, но безусловно род в своем происхождении связан с ним; здесь же сосредоточены центры разнообразия секций и подсекций. Другие роды имеют горно-среднеазиатский ареал, например *Aulacospermum*. *Paulita alaica* относится к роду, эндемичному для Памиро-Алая (всего 3 вида), *Seselopsis pusilla* — к двухвидовому роду, причем второй вид распространен в Центральном и Восточном Тянь-Шане (основная часть ареала на территории Китая). Наконец, *Cnidiocarpa alaica*, находка которого была весьма неожиданной, принадлежит к роду, содержащему 2 вида, причем второй вид распространен в Закавказье и так же, как и *C. alaica*, на очень ограниченной территории (Пименов, 1983).

На Алайском хребте проходят границы ареалов многих видов зонтичных. Эти виды выделены в тяньшанско-алайский, памиро-алайский, памироалайско-афганский и западнотяньшанско-алайский тип ареалов. Из названных типов самым многовидовым оказался западнотяньшанско-алайский (16 видов, включая некоторые заходящие на Туркестанский хребет). Ближе всего к эндемичному элементу по типу распространения стоят те виды, которые встречаются, кроме Алайского, также на Ферганском хребте. Это *Prangos lipskyi*, *Bupleurum gulczense*,

Ferula lipskyi, *F. korshinskyi*. На Чаткальский хребет (в его восточную часть) заходят *Bupleurum ferganense*, *Elaeosticta knorringiana*, *E. ferganensis*, *Seseli unicaule* и *Dorema microcarpum*. *Elaeosticta ugamica*, *E. tschimganica* и *Seseli tenuisectum* доходят до более западных хребтов Тянь-Шаня. Единственный вид монотипного рода *Mogoltavia* (*M. sewerzowii*) имеет по существу ареал, ограниченный двумя северными хребтами Памиро-Алая (Алайским и Туркестанским), но несколько точек известны в Моголтау. Подобный же ареал (но не доходящий до Моголтау) имеют *Ferula vicaria* и *Fergania polyantha*. *Kosopoljanskya turkestanica*, *Aulacospermum simplex* и *Ferula kelleri*, южная граница которых проходит по Алайскому хребту, распространены в Тянь-Шане, но не только в Западном, но и в Центральном. Последний из этих видов теперь известен также и с Туркестанского хребта. Гораздо меньше видов зонтичных имеют на Алайском хребте северные пределы своего распространения. Это 6 памиро-алайских эндемиков (*Korshinskya olgae*, *Bupleurum linczevskii*, *Seseli lehmannianum*, *Conioselinum schugnanicum*, *Ferula gigantea*, *F. karategina*), один вид (*Angelica ternata*) с таким же типом ареала, заходящий, однако, и в Афганистан (Куррамская долина), и два вида с памироалайско-западногималайским типом ареала (*Ferula kokanica* и *Tetrataenium olgae*).

Довольно многочисленна группа видов с горно-среднеазиатским (12 видов) и западнотяньшанско-памироалайским (11 видов) типами ареала. Обращает на себя внимание, что в каждом из этих типов, довольно близких между собой, представлены растения разной экологии. Например, среди горно-среднеазиатских есть высокогорные (*Hymenolaena pimpinellifolia*, *Bupleurum densiflorum*, *Alposelinum albomarginatum*, *Angelica brevicaulis*), средневысокогорные (*Anthriscus glacialis*, *Ferula transiliensis*), среднегорные (*Schrenkia vaginata*, *Galagania fragrantissima*, *Aegopodium tadshikorum*, *Seseli schrenkianum*, *Ferula penninervis*, *Zosima korovinii*). Более низкогорные виды (например, *Aphanopleura capillifolia*, *Sium medium*) выходят в своем распространении за пределы горной Средней Азии (ареал туранско-горносреднеазиатского типа). Среди растений последнего типа интересен *Hyalolaena bupleuroides*, спорадически, но в пределах занятых участков ареала массово распространенный от Казахстанского мелкосопочника до Алайского хребта (Пименов, Клюйков, 1982). Несколько видов имеют ареалы того же типа, что и большинство перечисленных в этом разделе, но на юге они выходят за пределы советской Средней Азии — в Афганистан (*Eryngium macrocalyx*, *Ferula kuhistanica*, *Heracleum lehmannianum*, *Semenovia dasycarpa*), Западные Гималаи (*Prangos pabularia*, *Seseli mucronatum*) или Иран (*Eremodaucus lehmannii*, который доходит до Восточного Закавказья, *Elaeosticta allioides*, *Bunium chaerophylloides*, *B. persicum*, *Ferula ovina*).

Все перечисленные виды в широком смысле могут быть отнесены к категории средиземноморских, но они встречаются в более или менее узких районах этой области. Более широко распространенных средиземноморских видов, для которых Алайский хребет нередко является восточной границей ареала, сравнительно немного. Это восточно-средиземноморские — *Bupleurum exaltatum* и *Pimpinella puberula* и древнесредиземноморские *Scandix pecten-veneris*, *S. stellata*, *Torilis arvensis*, *Turgenia latifolia*, *Daucus carota*, *Bupleurum rotundifolium* (на Алайском хребте только заносный), *Pimpinella peregrina* (полурудеральный) и *Sium sisaroideum*. Таким образом, к средиземноморскому (типичному для области Древнего Средиземья и ее отдельных районов) типу принадлежит подавляющее большинство видов сем. *Umbelliferae* Алайского хребта.

Остальные 12 видов довольно разнородны в ботанико-географическом отношении. Некоторые из них по существу имеют ареалы, близкие к среднеазиатскому типу, хотя и выходят в своем распространении за пределы региона. Так, например, *Schrenkia vaginata* распространен от Западного Памиро-Алая до предгорий Казахстанского Алтая; заходит также в Западный Китай и Монголию. Но этот вид принадлежит к субэндемичному среднеазиатскому роду, большинство видов которого распространено в пределах Средней Азии (наибольшее разнообразие видов в Сырдарьинском Каратау и примыкающих хребтах Западного Тянь-Шаня). Монотипный род *Paraligusticum* (*P. discolor*) также имеет основную часть ареала в горной Средней Азии, а на северо-востоке доходит до Казахстанского Алтая. Много севернее (горы южной Сибири до Забайкалья) проходит

граница *Schulzia crinita*. Этот вид представлен в Средней Азии, и в частности на Алайском хребте, особым подвидом subsp. *albiflora* (Kar. et Kir.) M. Pimen., нередко выделяемым в качестве отдельного вида. Подвидовой ареал ограничен на севере горами Джунгарского Алатау, т. е. тоже принадлежит к группе горно-среднеазиатских ареалов. На Алайском хребте проходит южная граница ареала *Bunium setaceum* — вида, весьма далеко выходящего в своем распространении за пределы горной Средней Азии (Монголия, Западный Китай, Центральный Казахстан). Однако принадлежность вида к роду *Bunium* L. с типичным древнесредиземноморским ареалом свидетельствует о связях *B. setaceum* с горно-среднеазиатской флорой.

К ирано-среднеазиатскому типу распространения принадлежит небольшая группа зонтичных (всего 2 вида — *Ferula foetida* и *Cuminum setifolium*), ареал которых в основном ограничен Туранской провинцией и Ирано-Туранской областью.

Рассмотрим еще 6 видов. Среди зонтичных есть представитель довольно интересного с ботанико-географической точки зрения типа ареала — южносибирско-среднеазиатско-гималайского. Это — *Vicatia coniifolia*, единственный в СССР вид олиготипного рода, остальные виды которого известны из Гималаев и Китая. *Aegopodium alpestre* имеет ареал азиатского типа (Гималаи, Средняя Азия, горы Казахстана, Сибири, Дальнего Востока); *Conium maculatum*, *Carum carvi* и *Conioselinum tataricum* — евразиатского, а *Siella erecta* распространен на всех континентах, кроме Антарктиды. Видимо, в этом семействе представлены основные географические элементы местной флоры в соотношениях, достаточно репрезентативных. При сравнении списков зонтичных Алайского хребта и ряда других хребтов и флористических районов Тянь-Шаня и Памиро-Алая выясняется наибольшая общность представителей сем. *Umbelliferae* Алайского и Ферганского хребтов. Они имеют 60 общих видов (коэффициент сходства $S_J = 0.51$). Сходство с Туркестанским хребтом несколько меньше — 50 общих видов ($S_J=0.41$). Из остальных районов наибольшее сходство ($S_J=0.35$) со списком зонтичных Алайского хребта имеют аналогичные списки для Гиссара (52 общих вида) и хребта Петра Первого (37 видов), далее следуют Центральный Тянь-Шань (38 видов; $S_J=0.31$) и Бадахшан (25 видов; $S_J=0.22$).

Распределение видов зонтичных по высотному профилю на Алайском хребте вполне типично для горной Средней Азии. В поясе полынно-эфемеровых пустынь отмечены только 18 видов; уже в следующем поясе число видов зонтичных возрастает до 46. В поясе пырейных степей с фисташкой и поясе типчаковых степей и арчевников наблюдается максимум видового разнообразия семейства (62 и 63 вида соответственно). Выше видовая насыщенность резко падает: в поясе субальпийских степей, остепненных лугов и арчевых стлаников отмечены всего 22 вида сем. *Umbelliferae*, а еще выше встречаются только 9. Таким образом, большинство видов зонтичных в своем распространении на Алайском хребте связано с пырейными степями, зарослями фисташки и их дериватами, типчаковыми степями и арчевниками. Это соответствует верхней части пояса крупнозлаковых полусаванн и фрагментов шибляка и поясам термофильных арчевников и степей и микротермных арчевников и степей по классификации П. Н. Овчинникова (Овчинников и др., 1973).

ЛИТЕРАТУРА

Бабушкин Л. Н. Физико-географические районы. — В кн.: Основные проблемы развития производительных сил Ферганской долины. Т. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1954, с. 280—304. — *Выходцев И. В.* Вертикальная поясность растительности в Киргизии (Тянь-Шань и Алай). М.: Изд-во АН СССР, 1956. 84 с. — *Грубов В. И.* Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии. Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 77 с. — *Грубов В. И.* Ботанико-географическое районирование Центральной Азии. — В кн.: Растения Центральной Азии. Т. 1. 1963, с. 5—69. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с. — *Клюйков Е. В., Пименов М. Г.* Ботанико-географический анализ рода *Elaeosticta* Fenzl (*Umbelliferae*). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1978, т. 83, вып. 5, с. 100—115. — *Корженевский Н. Л.* Физико-географическое положение. — В кн.: Основные проблемы развития производительных сил Ферганской долины. Т. 1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1954, с. 36—41. — *Никитина Е. В., Попова Л. И., Кащенко Л. И. и др.* Зонтичные — *Umbelliferae* Moris. — В кн.: Флора Киргизской ССР. Т. 8. Фрунзе:

Изд-во АН КиргССР, 1959, с. 9—112. — *Овчинников П. Н., Сидоренко Г. Т., Калеткина Н. Г.* Растительность Памиро-Алая. — Докл. на междунар. симпозиуме «Эколого-физиолог. основы продуктивности экосистем аридных зон». Ленинград—Душанбе, 7—19 июня 1972 г. Душанбе: Дониш, 1973. 50 с. — *Пименов М. Г.* О некоторых видах рода *Seseli* L., распространенных в горах Средней Азии, окружающих Ферганскую долину. — Нов. сист. высш. раст., 1974, т. 11, с. 241—247. — *Пименов М. Г. Cnidiocarpa* — новый род семейства *Umbelliferae*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 1, с. 86—89. — *Пименов М. Г., Клюйков Е. В.* Критический анализ родов *Hyalolaena* и *Hymenolyma* и близких к ним таксонов *Umbelliferae—Apioideae*. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 7, с. 873—889. — *Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Лаврова Т. В.* Два новых вида *Umbelliferae—Ligusticeae* с Алайского хребта. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 11, с. 1562—1566. — *Ранцман Е. Я.* Горы Средней Азии. — В кн.: Равнины и горы Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1975, с. 93—209. — *Сахарова О. Д.* Ландшафты Алайской долины и ее районирование для целей сельского хозяйства. Фрунзе: Илим, 1973. 132 с. — *Станюкович К. В.* Растительность гор СССР. Душанбе: Дониш, 1973. 310 с. — *Soják J.* K nomenklatuře *Panzeria* Moench (*Labiatae*) a *Paulia* Korov. (*Umbelliferae*). — Časopis Národniho Muzea v Praze, řada přirodov., 1981, Bd 150, N 1/2, 216. — *Soják J.* Einige Bemerkungen zur Flora der UdSSR (1). — Acta Musei Nat. Pragae, 1982, t. 38, B, N 1—2, p. 53—60.

Московский государственный университет. Получено 19 III 1985.

УДК 005.576.16 (575.4) Бот. журн., т. 71, № 4

Д. К. Курбанов

О ФЛОРЕ ХРЕБТА СОНГУДАГ (СЕВЕРО-ЗАПАДНЫЙ КОПЕТДАГ)

D. K. KURBANOV. ON THE FLORA OF SONGUDAGH MOUNTAIN RANGE (NORTH WEST KOPETDAGH)

Флора сосудистых растений хребта Сонгудаг состоит из 251 вида, относящихся к 60 семействам, 197 родам, и имеет 42 типа ареалов.

В систему низкогорных хребтов северо-западного Копетдага входит и хр. Сонгудаг, расположенный к югу от рек Чандыр и Сумбар, протянувшийся в западно-юго-западном направлении и образующий самый юго-западный участок Копетдаг-Хорасанской горной системы в пределах СССР. Склоны этого хребта сложены преимущественно из альбско-песчано-глинистых отложений верхнего баррема, а также из нижнемеловых песчаников и известняков (Калугин, 1977; Бабаев, Дурдыев, 1982) и достигают высоты 735 м над ур. м. С юго-запада к Сонгудагу прилегает Чатская равнина, а с юго-востока — обширная страна Туркмено-Хорасанских гор.

О флоре и растительности этого хребта имеются весьма скудные данные в работе Е. Г. Черняковской (1925), где приводится ботанико-географическая характеристика западной оконечности Копетдага, в том числе хр. Сонгудаг, посещенного лишь ранней весной.

В течение 1983—1984 гг. мне удалось дважды побывать на хр. Сонгудаг в составе экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, руководимой Р. В. Камелиным, и собрать там большой гербарный материал. В результате обработки этого материала и анализа ряда флористических источников (Черняковская, 1925; «Флора Туркмении», 1932—1964; «Флора СССР», 1934—1964; «Определитель растений Средней Азии», 1968—1983; «Определитель растений Туркменистана», 1978—1980; Гудкова и др., 1982), касающихся флоры этого хребта, был составлен список сосудистых растений Сонгудага, насчитывающий 251 вид, относящийся к 60 семействам и 197 родам. Большее число видов для данного хребта приводится впервые. При этом следует отметить, что наш список, вероятно, не исчерпывает флоры Сонгудага и тщательные сборы в разные сезоны года могут дать много интересных находок. Во флористическом списке

Сонгудага для каждого вида даны местообитание и типы ареалов. Ниже приводим перечень сосудистых растений Сонгудага.

Equisetaceae: *Equisetum ramosissimum* Desf., на влажных глинистых склонах, плюрирегиональный.

Cupressaceae: *Juniperus turcomanica* B. Fedtsch., на каменистых склонах, копетдаг-хорасанский.

Ephedraceae: *Ephedra intermedia* Schrenk et C. A. Mey., на каменистых склонах, пригималайский.

Poaceae: *Hordeum bulbosum* L., на каменисто-щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski, на каменисто-щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, на каменисто-щебнистых склонах, европейско-древнесредиземноморский. *Avena barbata* Pott ex Link, на щебнистых склонах, ирано-среднеазиатский. *Milium vernale* Bieb., на каменистых склонах, древнесредиземноморский. *Vulpia persica* (Boiss. et Buhse) V. Krecz. et Bobr., на щебнистых склонах, иранский. *Loliolum subulatum* (Banks et Soland.) Eig, на щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *Poa bulbosa* L., на мелкоземистых склонах, понтическо-древнесредиземноморский. *Dactylis glomerata* L., на каменисто-щебнистых склонах, голарктический. *Melica ciliata* L., на каменистых склонах, европейско-восточносредиземноморский. *Stipa hohenackeriana* Trin. et Rupr., на каменисто-щебнистых склонах, ирано-туранский. *S. caucasica* Schmalh., на сухих мелкоземистых склонах, восточно-средиземноморский. *Arundo donax* L., на глинистых склонах, субтропико-тропический. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., на глинистых склонах, плюрирегиональный. *Schismus arabicus* Nees, на лёссовых склонах, восточно-средиземноморский. *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl., на глинистых склонах, понтическо-древнесредиземноморский. *Enneapogon persicus* Boiss., на каменистых склонах, иранский. *Eragrostis minor* Host, на глинистых склонах, голарктический. *Cynodon dactylon* (L.) Pers., на мелкоземистых склонах, древнесредиземноморский. *Pennisetum orientale* Rich., на каменистых склонах, восточно-средиземноморский.

Cyperaceae: *Cladium martii* (Roem. et Schult.) K. Richt, на заболоченных местах, европейско-древнесредиземноморский. *Carex pachystylis* J. Gay, на мелкоземистых склонах, восточно-средиземноморский.

Araceae: *Arum jaquemontii* Blume, на каменисто-щебнистых склонах, ирано-пригималайский.

Liliaceae: *Merendera jolantae* Czerniak., на мелкоземистых склонах, копетдаг-хорасанский. *Eremurus subalbiflorus* Vved., на мелкоземистых склонах, южноевропейско-восточносредиземноморский. *Gagea rigida* Boiss. et Sprun., на мелкоземисто-щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *G. olgae* Regel, на глинистых склонах, иранский. *G. afghanica* Terr., на лёссовых склонах, ирано-туранский. *G. stipitala* Merckl., на каменистых склонах, восточно-средиземноморский. *Rhinopetalum karelinii* Fisch. ex Alexand., на мелкоземистых склонах, туранский. *Tulipa micheliana* Th. Hoog., на мелкоземистых склонах, копетдаг-памироалайский. *T. buhseana* Boiss., на каменисто-щебнистых склонах, ирано-туранский. *Hyacinthus litwinowii* Czerniak., на каменистых склонах, копетдагский. *Muscari leucostomum* Woronow ex Czerniak., на щебнистых склонах, древнесредиземноморский.

Alliaceae: *Allium scabriscapum* Boiss. et Kotschy, на мелкоземистых склонах, иранский. *A. albanum* Grossh., на мелкоземисто-лёссовых склонах, прикаспийско-копетдаг-памироалайский. *A. bodeanum* Regel, на мелкоземисто-щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский.

Asparagaceae: *Asparagus brachyphyllus* Turcz., на щебнисто-лёссовых склонах, иранский.

Amaryllidaceae: *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb., на каменистых и щебнистых склонах, восточно-средиземноморский.

Iridaceae: *Iris longiscapa* Ledeb., на мелкоземистых склонах, туранский. *Juno kopetdagensis* Vved., на каменисто-щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский. *J. fosteriana* (Aitch. et Baker) Rodionenko, на щебнистых склонах, копетдагский.

Celtidaceae: *Celtis caucasica* Willd., на каменистых склонах, восточно-средиземноморский.

Moraceae: *Ficus carica* L., на каменисто-щебнистых склонах, древнесредиземноморский.

Utricaceae: *Parietaria persica* Stapf, в трещинах скал, иранский.

Polygonaceae: *Rumex tuberosus* L., на каменисто-щебнистых склонах, европейско-восточносредиземноморский. *Rheum turkestanicum* Janisch., на щебнисто-лёссовых склонах, южнотуранско-горносреднеазиатский. *Atraphaxis spinosa* L., на щебнистых склонах, понтическо-восточносредиземноморский. *A. seravschanica* Pavl., на каменисто-щебнистых склонах, копетдаг-горносреднеазиатский. *Polygonum argyrocoleon* Steud. ex. G. Kunze, на глинистых склонах, иранский.

Chenopodiaceae: *Chenopodium album* L., по сорным местам, плюрирегиональный. *Spinacia turkestanica* Iljin, на лёссовых склонах, ирано-туранский. *Atriplex aucheri* Moq., на глинистых склонах, южноевропейско-древнесредиземноморский. *Ceratoides papposa* Botsch. et Iconn., на каменистых склонах, южнопалеарктический. *Kochia prostrata* (L.) Schrad., на каменистых склонах, голарктический. *Suaeda altissima* (L.) Pall., на глинистых склонах, понтическо-восточносредиземноморский. *S. physophora* Pall., на засоленных глинистых склонах, европейско-восточносредиземноморский. *Salsola dendroides* Pall., на глинистых склонах, восточно-средиземноморский. *S. incanescens* C. A. Mey., на мелкоземистых склонах, ирано-туранский. *S. orientalis* S. G. Gmel., на глинистых склонах, ирано-туранско-центральноазиатский. *S. leptoclada* Gand., на мелкоземистых склонах, ирано-туранский. *S. sclerantha* C. A. Mey., на мелкоземистых склонах, ирано-туранский. *S. aucheri* (Moq.) Bunge ex Iljin, на каменисто-щебнистых склонах, хорасан-копетдагский. *S. gossypina* Bunge, на лёссовых склонах, ирано-туранский. *Climacoptera lanata* (Pall.) Botsch., на лёссовых склонах, ирано-туранский. *Halothamnus turcomanicus* Botsch., на глинистых склонах, ирано-туранский. *Noaea mucronata* (Forssk.) Aschers. et Schweinf., на щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Gamanthus gamocarpus* (Moq.) Bunge, на мелкоземистых склонах, ирано-туранский.

Amaranthaceae: *Amaranthus blitoides* S. Wats., на глинистых склонах, плюрирегиональный.

Portulacaceae: *Portulaca oleracea* L., сорняк в посевах, плюрирегиональный.

Caryophyllaceae: *Cerastium inflatum* Link, на осыпно-щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Stellaria pallida* (Dumort.) Pire, на каменисто-щебнистых склонах, европейско-древнесредиземноморский. *Herniaria hirsuta* L., на щебнистых склонах, европейско-древнесредиземноморский. *Silena bupleuroides* L., на мелкоземистых склонах, восточно-средиземноморский. *S. cyri* Schischk., на каменистых склонах, европейско-восточносредиземноморский. *S. viscosa* (L.) Pers., на каменистых склонах, голарктический. *S. conoidea* L., на щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Melandrium divaricatum* (Reichenb.) Fenzl, на щебнистых склонах, южноевропейско-восточносредиземноморский. *Dianthus tetraspis* Nevski, на каменисто-щебнистых склонах, копетдаг-горносреднеазиатский. *D. macronyx* Fenzl ex Schischk., на щебнистых склонах, иранский. *Velezia rigida* L., на щебнистых склонах, восточно-средиземноморский.

Ranunculaceae: *Nigella integrifolia* Regel, на мелкоземисто-лёссовых склонах, иранский. *Anemone petiolulosa* Juz., на глинистых склонах, гиссарско-копетдагский. *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Bess., на глинистых склонах, европейско-древнесредиземноморский. *Ranunculus oxyspermus* Willd., на мелкоземисто-лёссовых склонах, понтическо-древнесредиземноморский. *Thalictrum isopyroides* C. A. Mey., на мелкоземисто-глинистых склонах, иран-алтай-пригималайский.

Berberidaceae: *Leontice ewersmannii* Bunge, на каменисто-щебнистых склонах, иранский. *Bongardia chrysogonum* (L.) Spach, на щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Berberis integerrima* Bunge, на каменисто-щебнистых склонах, иранский.

Papaveraceae: *Glaucium elegans* Fisch. et Mey., на щебнистых склонах, иранский. *Roemeria refracta* DC., на лёссовых склонах, иранский. *Papaver litwinowii* Fedde ex Bornm., на каменисто-щебнистых склонах, копетдаг-горносреднеазиатский. *P. pavoninum* Schrenk, на щебнистых склонах, иранский.

Hypecoaceae: *Hypecoum pendulum* L., на мелкоземистых склонах, древнесредиземноморский. *H. trilobum* Trautv., на глинистых склонах, среднеазиатский.

Fumariaceae: *Fumaria parviflora* Lam., на щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *F. vaillantii* Loisel., на глинистых склонах, древнесредиземноморский.

Capparaceae: *Capparis herbacea* Willd., на осыпно-щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Cleome coluteoides* Boiss., на мелкоземистых склонах, хорасан-копетдагский.

Brassicaceae: *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande, на каменистых склонах, европейско-древнесредиземноморский. *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, на мелкоземистых склонах, палеарктический. *Matthiola farinosa* Bunge, на щебнистых склонах, иранский. *Diptychocarpus strictus* (Fisch. ex Bieb.) Trautv., на щебнистых склонах, иранотуранско-среднеазиатский. *Alyssum parviflorum* Bieb., на мелкоземистых склонах, южноевропейско-восточносредиземноморский. *Meniocus linifolius* (Steph.) DC., на мелкоземисто-лёссовых склонах, понтическо-иранотуранский. *Clypeola jonthlaspi* L., на лёссовых склонах, древнесредиземноморский. *Erophila minima* C. A. Mey., на каменистых склонах, иранский. *E. verna* (L.) Bess., на щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *Sinapis arvensis* L., на глинистых склонах, палеарктический. *Eruca sativa* Mill., на мелкоземистых склонах, древнесредиземноморский. *Rapistrum rugosum* (L.) All., на лёссовых склонах, древнесредиземноморский. *Crambe kotschyana* Boiss., на щебнистых склонах, иранский. *Conringia clavata* Boiss., на мелкоземистых склонах, восточно-средиземноморский. *Cardaria pubescens* (C. A. Mey.) Jarm., по сорным местам, восточно-средиземноморский. *Thlaspi perfoliatum* L., на каменисто-щебнистых склонах, понтическо-восточносредиземноморский. *Campyloptera carnea* (Banks et Soland.) Botsch. et Vved., на мелкоземистых склонах, иранский. *Camelina rumelica* Velen., на щебнистых склонах, понтическо-восточносредиземноморский.

Crassulaceae: *Sedum pentapetalum* Boriss., на каменистых склонах, иранский.

Rosaceae: *Cotoneaster discolor* Pojark., на щебнистых склонах, южнопамиро-алайско-копетдаг-хорасанский. *C. nummularioides* Pojark., на каменисто-щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский. *Rubus sanguineus* Friv., на каменисто-щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Rosa canina* L., на мелкоземисто-каменистых склонах, европейско-древнесредиземноморский. *Cerasus microcarpa* (C. A. Mey.) Boiss., на каменистых склонах, иранский. *C. pseudoprostrata* Pojark., на щебнистых склонах, иранский.

Mimosaceae: *Lagonychium farctum* (Banks et Soland.) Bobr., на глинистых склонах, восточно-средиземноморский.

Caesalpiniaceae: *Cercis griffithii* Boiss., на каменистых склонах, ирано-туранский.

Fabaceae: *Colutea gracilis* Freyn et Sint., на щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский. *Astragalus brachyopetalus* Trautv., на каменисто-щебнистых склонах, южнозакавказско-западнокопетдагский. *A. angustidens* Freyn et Sint., на мелкоземистых склонах, копетдагский. *A. striatellus* Pall. ex Bieb., на глинистых склонах, восточно-средиземноморский. *A. campylotrichus* Bunge, на осыпно-щебнистых склонах, иранский. *A. filicaulis* Fisch. et Mey. ex Kar. et Kir., на щебнистых склонах, среднеазиатский. *A. campylorrhynchus* Fisch. et Mey., на осыпно-щебнистых склонах, иранский. *A. sericopetalus* Trautv., на каменисто-щебнистых склонах, копетдагский. *A. nigriceps* M. Pop., на щебнистых склонах, копетдагский. *A. juratzkanus* Freyn et Sint., на щебнистых склонах, прикаспийско-южнотуранский. *A. podolobus* Boiss. et Hohen., на каменисто-щебнистых склонах, туранский. *A. microcephalus* Willd., на мелкоземистых склонах, восточно-средиземноморский. *Glycyrrhiza glabra* L., на глинистых склонах, понтическо-восточносредиземноморский. *Vicia sativa* L., на глинистых склонах, палеарктический. *Lathyrus aphaca* L., на глинистых склонах, восточно-средиземноморский.

Geraniaceae: *Erodium cicutarum* (L.) L.'Hér., на мелкоземистых склонах, палеарктический.

Biebersteiniaceae: *Biebersteinia multifida* DC., на щебнистых склонах, иранский.

Linaceae: *Linum corymbulosum* Reichenb., на каменистых склонах, древнесредиземноморский.

Peganaceae: *Peganum harmala* L., на мелкоземисто-лёссовых склонах, понтическо-восточносредиземноморский.

Zygophyllaceae: *Zugophyllum fabago* L., на глинистых склонах, европейско-восточносредиземноморский. *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey., на каменистых склонах, иранский.

Rutaceae: *Haplophyllum obtusifolium* (Ledeb.) Ledeb., на каменистых склонах, прикаспийско-южнотуранский.

Euphorbiaceae: *Euphorbia helioscopia* L., на мелкоземистых склонах, палеарктический. *E. bungei* Boiss., на щебнистых склонах, хорасан-копетдагский. *E. kopetdaghi* Prokh., на сухих щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский. *E. monostyla* Prokh., на каменистых склонах, западно-копетдагский.

Aceraceae: *Acer turcomanicum* Pojark., на каменистых склонах, копетдаг-хорасанский.

Rhamnaceae: *Paliurus spina-christi* Mill., на каменисто-щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Rhamnus sintenisii* Rech. fil., на сухих каменистых склонах, восточно-гирканский.

Malvaceae: *Alcea karakalensis* Freyn, на щебнистых склонах, западно-копетдагский (сонгудагский). *A. angulata* (Freyn) Freyn et Sint. ex Iljin, на каменистых склонах, копетдаг-хорасанский.

Hypericaceae: *Hypericum perforatum* L., на каменистых склонах, палеарктический.

Tamaricaceae: *Reaumuria turkestanica* Gorschk., на глинистых склонах, ирано-туранский.

Punicaceae: *Punica granatum* L., на каменисто-щебнистых склонах, древнесредиземноморский.

Apiaceae: *Eryngium caucasicum* Trautv., на мелкоземисто-лёссовых склонах, восточно-средиземноморский. *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm., на каменисто-щебнистых склонах, южноевропейско-восточносредиземноморский. *Scandix stellata* Banks et Soland., на щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *Torilis nodosa* (L.) Gaertn., на глинистых склонах, южноевропейско-древнесредиземноморский. *Turgenia latifolia* (L.) Hoffm., на щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *Conium maculatum* L., на глинистых склонах, палеарктический. *Bunium longipes* Freyn, на щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский. *Cuminum setifolium* (Boiss.) K.-Pol., на лёссовых склонах, ирано-туранский. *Pimpinella korovinii* R. Kam., на щебнистых склонах, западно-копетдагский. *Ferula oopoda* (Boiss. et Buhse) Boiss., на щебнистых склонах, ирано-южнотуранский. *F. kopetdaghensis* Korov., на каменистых склонах, восточно-средиземноморский. *Dorema hyrcanum* K.-Pol., на каменисто-щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский. *Zosima orientalis* Hoffm., на щебнистых склонах, восточносредиземноморский. *Tordylium maximum* L., на глинистых склонах, восточносредиземноморский.

Primulaceae: *Androsace maxima* L., на каменисто-щебнистых склонах, европейско-восточносредиземноморский.

Plumbaginaceae: *Plumbago europaea* L., на каменисто-щебнистых склонах, южноевропейско-восточносредиземноморский.

Oleaceae: *Jasminum fruticans* L., на каменистых склонах, южноевропейско-восточносредиземноморский.

Asclepiadaceae: *Vincetoxicum pumilum* Decne., на каменисто-щебнистых склонах, ирано-копетдагский.

Convolvulaceae: *Convolvulus askabadensis* Bornm. et Sint. ex Bornm., на лёссовых склонах, копетдагский. *C. subhirsutus* Regel et Schmalh., на мелкоземистых склонах, иранский.

Cuscutaceae: *Cuscuta globularis* Bertol., паразитирует на видах рода *Artemisia*, древнесредиземноморский. *C. campestris* Yunck., паразитирует на различных видах растений, южноевропейско-восточносредиземноморский.

Boraginaceae: *Caccinia crassifolia* (Vent.) C. Koch, на каменисто-щебнистых склонах, иранский. *Cynoglossum creticum* Mill., на сорных местах, южноевропейско-восточносредиземноморский. *Mattiastrum turcomanicum* (Bornm. et Sint.) Brand, на мелкоземистых склонах, копетдаг-хорасанский. *Lappula barbata* (Bieb.) Gürke, на щебнистых склонах, голарктический. *Nonea turcomanica* M. Pop., на осыпно-щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский. *Lycopsis orientalis* L., на лёссово-щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *Lithospermum tenuiflorum* L., на каменисто-щебнистых склонах, палеарктический. *Arnebia decumbens* (Vent.) Coss. et Kral., на мелкоземисто-лёссовых склонах, древнесредиземноморский. *Onosma dichroantha* Boiss., на мелкоземистых склонах, иранский.

Verbenaceae: *Verbena officinalis* L., на каменистых склонах, плюрирегиональный. *Vitex agnus-castus* L., на каменисто-щебнистых склонах, восточно-средиземноморский.

Lamiaceae: *Ajuga glabra* C. Presl, на щебнистых склонах, европейско-восточносредиземноморский. *Teucrium polium* L., на каменисто-щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *Marrubium alternidens* Rech. fil., на каменистых склонах, восточно-средиземноморский. *Nepeta cataria* L., на глинистых склонах, понтическо-восточносредиземноморский. *N. sintenisii* Bornm., на каменистых склонах, иранский. *Lallemantia royleana* (Benth.) Benth., на щебнистых склонах, ирано-туранский. *Hymenocrater bituminosus* Fisch. et Mey., на каменистых склонах, иранский. *Eremostachys labiosiformis* (M. Pop.) Knorr., на щебнисто-глинистых склонах, копетдагский. *Phlomis cancellata* Bunge, на щебнисто-лёссовых склонах, восточно-средиземноморский. *Lamium amplexicaule* L., на глинистых склонах, палеарктический. *Stachys turcomanica* Trautv., на каменисто-щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский. *Salvia virgata* Jacq., на каменисто-щебнистых склонах, понтическо-восточносредиземноморский. *Perovskia abrotanoides* Kar., на каменисто-щебнистых склонах, иран-пригималайский. *Ziziphora clinopodioides* Lam., на каменисто-щебнистых склонах, хорасанкопетдагский. *Z. capitata* L., на мелкоземистых склонах, восточно-средиземноморский. *Z. tenuior* L., на щебнистых склонах, понтическо-восточносредиземноморский. *Thymus transcaspicus* Klok., на каменисто-щебнистых склонах, западно-копетдагский.

Solonaceae: *Hyoscyamus turcomanicus* Pojark., на каменисто-щебнистых склонах, копетдаг-хорасанский.

Scrophulariaceae: *Verbascum songaricum* Schrenk, на каменисто-щебнистых склонах, иранский. *V. punalense* Boiss. et Buhse, на щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Linaria kopetdaghensis* Kuprian., на каменисто-щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Scrophularia dissecta* Gorschk., на каменистых склонах, иранский. *S. xanthoglossa* Boiss., на каменистых склонах, древнесредиземноморский. *S. scoparia* Pennell, на каменистых склонах, восточно-гирканский.

Orobanchaceae: *Orobanche caryophyllacea* Smith, паразитирует на *Gallium verum*, европейско-восточносредиземноморский.

Rubiaceae: *Crucianella sintenisii* Bornm., на каменистых склонах, иранский. *Galium humifusum* Bieb., сорняк, палеарктический. *G. verum* L., на каменисто-щебнистых склонах, европейско-древнесредиземноморский. *Rubia florida* Boiss., на каменистых склонах, североиранско-копетдаг-хорасанский. *Callipeltis cucullaris* (L.) Rothm., на щебнистых склонах, древнесредиземноморский.

Valerianaceae: *Valerianella dufresnia* Bunge., на щебнистых склонах, древнесредиземноморский.

Asteraceae: *Lachnophyllum gossypinum* Bunge, на щебнистых склонах, иранотуранский. *Cymbolaena griffithii* (A. Gray) Wagenitz, на щебнистых склонах, восточно-средиземноморский. *Filago spathulata* C. Presl, на глинистых склонах, древнесредиземноморский. *Helichrysum kopetdagense* Kirp., на каменисто-щебнистых склонах, западно-копетдагский. *Artemisia absinthum* L., на каменистых склонах, голарктический. *A. kopetdaghensis* Krasch. ex Poljak., на каменисто-щебнистых склонах, западно-копетдагский. *A. turcomanica* Gand., на сухих каменистых склонах, копетдаг-хорасанский. *Senecio vernalis* Waldst. et Kit., на каменистых склонах, понтическо-иранотуранский. *Calendula persica* C. A. Mey.,

на мелкоземисто-лёссовых склонах, иранский. *Echinops macrophyllus* Boiss. et Hausskn., на каменисто-щебнистых склонах, хорасан-копетдагский. *Acantholepis orientalis* Less., на глинистых склонах, ирано-туранский. *Xeranthemum longipapposum* Fisch. et Mey., на мелкоземистых склонах, восточно-средиземноморский. *Cousinia umbrosa* Bunge, на щебнистых склонах, иран-пригималайский. *C. leucantha* Bornm. et Sint., на щебнистых склонах, западно-копетдагский. *Cardnus transcaspicus* Gand., на каменисто-щебнистых склонах, западно-копетдагский. *Crupina vulgaris* Cass., на сухих каменисто-щебнистых склонах, древнесредиземноморский. *Koelpinia linearis* Pall., на каменистых склонах, древнесредиземноморский. *Leontodon asperrimus* (Willd.) Ball, на сухих каменистых склонах, восточно-средиземноморский. *Picris strigosa* Bieb., на сухих каменистых склонах, южноевропейско-восточносредиземноморский. *Tragopogon capitatus* S. Nikit., на сухих щебнистых склонах, ирано-туранский. *T. vvedenskyi* M. Pop., на щебнистых склонах, горно-среднеазиатский. *T. krascheninnikovii* S. Nikit., на щебнистых склонах, хорасан-горносреднеазиатский. *Sonchus oleraceus* L., по сорным местам, плюрирегиональный. *Steptorhamphus crambifolius* Bunge, на каменисто-щебнистых склонах, горно-среднеазиатский. *Chondrilla juncea* L., на каменистых склонах, древнесредиземноморский.

Во флоре Сонгудага наиболее интересными видами являются арча туркменская, спускающаяся до 300 м над ур. м., причем она встречается в значительных количествах, а также ряд видов, занесенных в «Красную книгу СССР» и «Красную книгу Туркменской ССР» (*Cladium martii*, *Tulipa micheliana*, *Hyacinthus litwinowii*, *Ficus carica*, *Punica granatum*). В Сонгудаге проходит крайне-западная граница распространения *Atraphaxis seravschanica*, *Anemone petiolulosa*, *Astragalus sericopetalus*. *A. nigriceps*, *Stachys turcomanica*, *Dorema hyrcanum*. Здесь встречаются *Alcea karakalensis* (условный эндемик Сонгудага), узколокальный эндемик Западного Копетдага — *Cousinia leucantha*, ряд западно-средиземноморских видов: *Anthriscus cerefolium*, *Tordylium maximum*, *Lithospermum tenuiflorum*, *Ajuga glabra*, *Leontodon asperrimus*.

В достаточной мере полный список сосудистых растений хр. Сонгудаг позволил нам выделить 42 типа ареалов. За исключением 23 палеарктических, плюрирегиональных, голарктических южно-палеарктических, европейско-древнесредиземноморских и одного вида субтропико-тропического, основу флоры Сонгудага составляют виды в широком смысле слова древнесредиземноморские. Из них восточно-средиземноморских 36, древнесредиземноморских — 29, понтическо-древневосточносредиземноморских — 25.

Своеобразие хорасан-копетдагских особенностей флоры Сонгудага характеризует около 60 иранских видов (из них иранских — 33, ирано-туранских — 18, собственно туранских — всего лишь 3) и более 40 копетдаг-хорасанских; западно-копетдагских — 8, копетдагских — 7, атрапотенско-западнокопетдагских — 1, не идущих восточнее Копетдага. Следует отметить, что столь небольшое количество собственно туранских видов во флоре Сонгудага объясняется периферическим положением его в системе низкогорных хребтов северо-западного Копетдага и туранских пустынь в целом, поэтому многие собственно туранские виды, встречающиеся в Кюрендаге, просто не доходят до хр. Сонгудаг.

Видов с иран-среднеазиатскими, среднеазиатскими, иран-копетдагскими, копетдаг-горносреднеазиатскими, а также иран-алтай-пригималайскими, гиссарско-копетдагскими, горно-среднеазиатскими ареалами относительно немного — не более 15.

Еще меньшее количество видов относится к прикаспийско-южнотуранским, прикаспийско-копетдаг-памироалайским и восточно-гирканскому типам ареалов — их всего 4 вида.

Таким образом, в результате наших исследований флора Сонгудага значительно пополнилась и ныне она насчитывает 251 вид, относящийся к 60 семействам, 197 родам и 42 типам ареалов. Основное число видов приурочено к каменисто-щебнистым, а также глинисто-лёссовым склонам.

ЛИТЕРАТУРА

Бабаев А. Г., *Дурдыев Х. Д.* Краткая физико-географическая характеристика Западного Копетдага. — В кн.: Природа Западного Копетдага. Ашхабад: Ылым, 1982, с. 7—19. —

Гудкова Е. П., Сейфулин Э. М., Чопанов П. Ч. Конспект флоры Западного Копетдага. — В кн.: Природа Западного Копетдага. Ашхабад: Ылым, 1982, с. 38—119. — *Калугин П. И.* Южный Копетдаг. Ашхабад: Ылым, 1977. 216 с. — *Определитель* растений Средней Азии. Тт. 1—7. Ташкент: Фан, 1968—1983. — *Определитель* растений Туркменистана. Тт. 1—2. Ашхабад: Ылым, 1978—1980. — *Флора СССР.* Тт. 1—30. М.; Л.: Изд-во АН СССР, Наука, 1934—1964. — *Флора Туркмении.* Тт. 1—7. Л.; Ашхабад: Изд-во АН СССР и АН ТССР, 1932—1964. — *Черняковская Е. Г.* Весенняя растительность Каракалинского района Закаспийской области. Ботанико-географический очерк западной оконечности горной системы Копет-Дага и части северной Персии (Продолжение). — Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 1925, т. 24, вып. 3, с. 88—126.

Центральный ботанический сад АН ТССР, Ашхабад.

Получено 12 III 1985.

УДК 581.9 (571.1/.5)

Бот. журн., т. 71, № 4

Л. В. Бардунов

РЕДКИЕ И ИНТЕРЕСНЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ МХОВ ЮГА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

L. V. BARDUNOV. THE RARE AND INTERESTING MOSS SPECIES IN THE FLORA OF SOUTHERN REGIONS OF EAST SIBERIA

Приводятся сведения о ранее не известных местонахождениях ряда редких и интересных видов листостебельных мхов. Один из них — *Tortula obtusifolia* — впервые указывается для Восточной Сибири и один — *Anoectangium handelii* — впервые для всей Сибири.

При обработке сборов листостебельных мхов, произведенных автором в 1967, 1976, 1977, 1982, 1983 и 1984 гг. в южной части Восточной Сибири в пределах Иркутской обл. и Бурятской АССР, был выявлен ряд довольно редких видов. Обнаружение их в ранее не известных местонахождениях представляет определенный ботанико-географический интерес. В сборе материала в 1976 г. принимала участие Л. Н. Сафронова, в 1976 и 1977 гг. — Т. В. Макрый. Часть сборов произведена Т. В. Макрый.

Ниже приводятся в алфавитном порядке наиболее интересные виды.

Anoectangium handelii Schiffn. — Иркутская обл., Ольхонский р-н, окр. пос. Сахюрты, известняковые скалы, в расщелинах, 31 VIII 1967. Интересная новинка для флоры мхов Сибири и второе указание для СССР. В СССР вид был известен только из Средней Азии: из Таджикской ССР, близ г. Душанбе (Гиссарский хребет, ущелье Кондара) (Абрамова, Абрамов, 1964; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970).

Bryobrittonia longipes (Mitt.) Horton (*Bryobrittonia pellucida* Williams). — Иркутская обл., Усть-Кутский р-н, окр. пос. Звездный, ельник, на обнаженном субстрате в корнях вывороченного дерева, 2 VII 1983; там же, лиственничник, на обнаженном субстрате в корнях вывороченного дерева, 30 VI 1983. Катангский р-н, окр. пос. Непа, на обнаженном субстрате в русле пересыхающего ручья, 23 VIII 1976, Т. Макрый. Витимский государственный заповедник, устье речки Верхний Урях, на обнаженном субстрате в корнях вывороченного дерева в лиственничнике, 19 VII 1984.

На территории южной части Восточной Сибири этот вид был известен лишь из самых южных районов Иркутской обл. (Абрамова, Абрамов, 1968; Бардунов, 1969, 1974).

Buxbaumia aphylla Hedw. — Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, окр. пос. Улькан, сухой и светлый сосняк, на почве среди лишайников, 6 VII 1976. С открытыми коробочками. Л. Бардунов, Т. Макрый, Л. Сафронова. Казачинско-Ленский р-н, западный склон Байкальского хребта, р. Окунайка примерно в 7 км выше оз. Дальнего, подгольцовый пояс, на мелкоземном субстрате среди камней на каменистой россыпи, 17 VI 1979. С открытыми коробочками, Т. Макрый.

В южной части Восточной Сибири *B. aphylla* был известен с северо-восточного и юго-восточного побережий Байкала. Кроме того, он был обнаружен в окрестностях Иркутска (низовья речки Королок).

Fissidens adiantoides Hedw. — Бурятская АССР, Северо-Байкальский р-н, окр. пос. Кумора, горячие ключи, на сырой болотистой почве близ источников, 21 VI 1977. Т. Макрый. Ближайшее местонахождение вида, расположенное на побережье бухты Хакусы (северо-восточное побережье Байкала), также связано с выходами термальных вод (Бардунов, 1961).

F. osmundoides Hedw. — Иркутская обл., Казачинско-Ленский р-н, окр. пос. Кунерма, Байкальский хребет, подгольцовый пояс, ручей на скалистом обнажении, на мелкоземно-гумусных участках в условиях обильного увлажнения, 10 VII 1983. Витимский государственный заповедник, оз. Орон (ключ Обходительный), влажные скалы возле водопада, 23 VII 1984.

Вышеприведенные местонахождения вида лежат значительно севернее ранее известных (вид был собран на хр. Хамар-Дабан и на Восточном Саяне).

Myrinia pulvinata (Wahlenb.) Schimp. — Иркутская обл., Катангский р-н, заказник «Утиный плес» (примерно в 15 км выше пос. Ербогачен по р. Нижней Тунгуске), ельник, на заиленном стволе березы, на высоте 1—1.5 м от почвы (заиленная часть ствола, по-видимому, ежегодно заливается), 6 VII 1983.

В Гербарии мхов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР имеется образец вида из южной части Иркутской обл. (близ Жигалово). Сообщение об этом местонахождении, насколько нам известно, ранее не публиковалось. В Восточной Сибири *M. pulvinata* известен также из средней части р. Енисей и из Якутии (верхняя часть бассейна р. Вилюй).

Neckera borealis Nog. — Иркутская обл., Витимский государственный заповедник, оз. Орон близ устья речки Култучной, тополево-еловый лес, на основаниях стволов тополя, 31 VII 1984.

В Сибири *N. borealis* был известен только из двух точек: юго-восточное побережье Байкала и северный склон Западного Саяна (хр. Кулумыс) (Бардунов, 1969, 1974).

Seligeria diversifolia Lindb. — Иркутская обл., окр. г. Усть-Кут, в очень мелких расщелинах отдельных валунов в сосняке, 28 VI 1983. С открытыми прошлогодними коробочками.

На территории юга Восточной Сибири *S. diversifolia* был известен только в Восточном Саяне, в бассейне рек Белой и Уды (Бардунов, 1965).

Schistostega pennata (Hedw.) Web. et Mohr. — На обнаженных субстратах в корнях вывороченных ветром деревьев в лесах различных типов. Иркутская обл., окр. пос. Улькан и Кунерма Казачинско-Ленского р-на, Витимский государственный заповедник: низовья р. Амалык и речки Верхний Урях, оз. Орон (речка Култучная в приустьевой части). Бурятская АССР, Северо-Байкальский р-н, р. Кичера примерно в 10 км выше устья р. Холодной. Всюду обильно спороносит.

На юге Восточной Сибири *Sch. pennata* был известен в предгорьях Восточного Саяна (водораздел рек Бирюсы и Тагула) и на юго-восточном побережье Байкала. В последнем районе вид довольно обычен. Приведенные местонахождения позволяют сделать вывод о сравнительно широком распространении этого вида в южной половине Восточной Сибири.

Tortula obtusifolia Schwaegr. — Иркутская обл., окр. г. Усть-Кут, в очень мелких расщелинах на отдельных валунах в сосняке, 28 VI 1983. Ольхонский р-н, о. Ольхон на Байкале, окр. пос. Харанцы, прибрежные скалы, в мелких расщелинах, 24 VI 1978. В обоих случаях с коробочками.

Новинка для Восточной Сибири. Вид ранее не был известен восточнее Томской обл. Более обычен в европейской части СССР.

Zygodon conoideus (Dicks.) Hook. et Tayl. — На стволах деревьев (главным образом тополя душистого, реже — осины, крупных ив) в тополевых и тополево-еловых лесах. Иркутская обл., между пос. Кунерма и Гранитный Казачинско-Ленского р-на, Витимский государственный заповедник (довольно обычен в долине р. Витим и на берегах оз. Орон). Бурятская АССР, Северо-Байкальский р-н, р. Кичера примерно в 10 км выше устья р. Холодной.

На юге Восточной Сибири *Z. conoideus* был известен в Восточном Саяне, на юго-восточном побережье Байкала и в Восточном Забайкалье. Приведенные местонахождения лежат значительно севернее ранее известных.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Мхи ущелья Кондара (Таджикская ССР). — Нов. сист. низш. раст., 1964, с. 325—341. — *Абрамова А. Л., Абрамов И. И.* Новые и интересные виды бриофлоры СССР. — Нов. сист. низш. раст., 1968, с. 298—302. —*Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. — В кн.: Тр. Вост.-Сиб. фил. АН СССР, сер. биол., вып. 42. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 119 с. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1965. 160 с. — *Бардунов Л. В.* Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. М.; Л.: Наука, 1969. 329 с. — *Бардунов Л. В.* Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1974. 167 с. — *Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. М.; Л.: Наука, 1970. 824 с.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 11 VI 1985.

УДК 582.259

Бот. журн., т. 71, № 4

Т. В. Догадина

О НЕСОСТОЯТЕЛЬНОСТИ ВЫДЕЛЕНИЯ ГРУППЫ ВОДОРОСЛЕЙ *EUSTIGMATOPHYTA*

T. V. DOGADINA. ON THE GROUNDLESSNESS OF THE SEPARATION OF THE ALGAL GROUP *EUSTIGMATOPHYTA*

Проанализированы положения, на основании которых была выделена новая группа водорослей в ранге класса *Eustigmatophyceae* или отдела *Eustigmatophyta*. Показана несостоятельность предлагаемой системы новой группы.

Сравнительно недавно на основании некоторых особенностей в ультраструктуре зооспор семи видов желтозеленых водорослей, наблюдаемых в культуре, из состава этого отдела был выделен новый класс — *Eustigmatophyceae* (Hibberd, Leedale, 1970, 1971, 1972), позже возведенный в ранг отдела *Eustigmatophyta* (Dodge, 1974; Loeblich A. R. III, Loeblich L. A., 1978; Hibberd, 1981, 1982). Следует отметить, что против выделения нового класса сразу же выступил B. Fott (1974), отрицавший правомерность установления «электронно-микроскопических классов», считая, что система высших таксономических единиц не может быть основана исключительно на субмикроскопических критериях. Мы полностью присоединяемся к мнению Fott, хотя в современной альгологической литературе наблюдаются различные подходы к решению этого вопроса.

Таксономическую обособленность вновь выделенной группы позднее признали ряд авторов, но включали ее в систему водорослей то в ранге класса *Eustigmatophyceae* обширного отдела *Chromophyta* (Silva, 1979; Christensen, 1980), то в ранге самостоятельного отдела *Eustigmatophyta* (Воденичаров, 1975; Jeffrey C., 1982), то в ранге класса, но по-прежнему в составе отдела *Xanthophyta* (Casper, 1974). Все же другие авторы, признавая наличие некоторых особенностей в ультраструктуре зооспор ряда относящихся сюда видов, тем не менее оставляют их в пределах желтозеленых водорослей без обособления в отдельный таксон (Ettl, 1978).

Наиболее полно взгляды на объем и состав этого нового таксона, на его отличия от других водорослей и на его систему изложил в последние годы D. Hibberd (1980, 1981, 1982). Особый акцент при этом он сделал на строение стигмы и наличие лишь одного жгута у зооспор, все же остальные особенности строения были признаны настолько неспецифичными у разных представителей как *Eustig-*

matophyceae, так и *Tribophyceae* (=*Xanthophyceae* sensu Hibberd), что останавливаться на их подробном анализе автор посчитал лишенным смысла.

Еще в самом начале этих таксономических преобразований по данным электронной и световой микроскопии в пределах *Xanthophyta* были выявлены два типа строения зооспор, разграничивающиеся по следующим признакам (Hibberd, Leedale, 1972):

Xanthophyceae s. str.

1. Зооспоры чаще всего овальные, билатерально-симметричные, с косо срезанным передним концом.

2. Ядро у зооспор эллипсоидное или грушевидное с передним концом, вытянутым по направлению к базальным телам, всегда тесно связанное с хлоропластами.

3. Хлоропластов в зооспорах обычно 2, но может быть и более; они дисковидные, париетальные, расположены наискось по отношению друг к другу; пиреноиды имеются и в зооспорах (если они присутствуют), и в вегетативных клетках; ламеллы хлоропласта не формируются в плотные тилакоидные пачки; огибающая ламелла имеется (исключение составляют роды *Bumilleria* и *Bumilleriopsis*); она отделяет менее плотную зону на периферии хлоропласта.

4. Хлоропласт в зооспорах имеет обкладку в виде канала эндоплазматической сети, который обычно связан с ядерной оболочкой.

5. Жгутов у зооспор 2, неравных по длине, длинный направлен вперед и имеет перистое строение, короткий — гладкий, выходит латерально, несет базальное утолщение, которое прижато к телу зооспоры в районе стигмы.

6. Жгутиковое утолщение у зооспор полиэдрическое, имеет вид многоугольника в поперечном сечении, в продольном — клинообразное, с плотным гомогенным содержимым.

7. Стигма у зооспор состоит из одного слоя равных по величине осмиофильных глобул, расположена на переднем конце вентрального хлоропласта.

8. Аппарат Гольджи в зооспорах имеется, расположен между передним концом ядра и базальными телами.

Eustigmatophyceae

1. Зооспоры главным образом удлиненно-бутылковидные (исключая *Ellipsoidion anulatum*) и неотчетливо билатерально-симметричные (косо срезанный передний конец нечетко виден в оптическом микроскопе).

2. Ядро у зооспор грушевидное, с передним концом, вытянутым по направлению к базальному телу, не имеющее структурных связей с хлоропластом.

3. Хлоропласт в зооспорах один, удлиненный, занимающий задние $^2/_3$ клетки; пиреноиды отсутствуют; ламеллы хлоропласта часто сформированы в толстые граноподобные пачки, огибающая ламелла отсутствует.

4. Хлоропласт в зооспорах имеет обкладку в виде канала эндоплазматической сети, который не связан с ядерной оболочкой.

5. Жгут у зооспор один, перистый, направлен вперед, имеет на своем проксимальном конце утолщение, прижатое к телу зооспоры в районе стигмы; зооспоры *E. anulatum* имеют два жгута.

6. Жгутиковое утолщение у зооспор удлиненное, Т-образное в поперечном сечении, содержит небольшое количество электронно-плотного материала в форме нескольких неясных ламелл.

7. Стигма у зооспор состоит из неправильной формы скопления крупных электронно-плотных глобул различного размера, не отделена мембраной, расположена у края в переднем конце зооспоры вне хлоропласта.

8. Аппарат Гольджи в зооспорах отсутствует (за исключением *E. anulatum*).

Таким образом, основные различия между этими двумя группами водорослей, послужившие для их разделения, касаются ультраструктурных особенностей зооспор, хотя эти особенности и не всегда совпадают у всех изученных видов.

Авторы, выделившие в новый класс или отдел виды желтозеленых водорослей с одножгутиковыми зооспорами, не обратили достаточного внимания на

присутствие в зооспорах этих видов двух базальных тел, хотя известно, что наличие двух базальных тел в одножгутиковых клетках свидетельствует о редукции второго жгутика (Седова, 1977), а не о его изначальном отсутствии. Учитывая тот факт, что все выделяемые из состава желтозеленых водорослей виды (Hibberd, Leedale, 1972) продуцируют, кроме зооспор, еще и автоспоры, можно предположить, что редукция второго жгутика у зооспор связана с общей редукцией этого типа клеток бесполого размножения у изученных видов: *Pleurochloris commutata*, *P. magna*, *Polyedriella helvetica*, *Vischeria stellata*. Существенно, что и сами сторонники новой группы отмечают у изученных ими видов крайне редкое образование зооспор по сравнению с образованием у них автоспор. Заметим также, что к вопросу об определении родства различных водорослей по наличию одинакового числа жгутиков многие авторы относятся очень осторожно, так как здесь могут иметь место как редукция, так и удвоение жгутиков (см., например, Christensen, 1964).

Полную систему нового отдела *Eustigmatophyta* недавно опубликовал Hibberd (1981, 1982). Она имеет следующий вид.

Отдел *Eustigmatophyta* Hibberd
Класс *Eustigmatophyceae* Hibberd
Порядок *Eustigmatales* Hibberd
Семейства: *Eustigmataceae* Hibberd, *Pseudocharaciopsidaceae* Lee et Bold ex Hibberd, *Chlorobotryaceae* Pasch., *Monodopsidaceae* Hibberd

По нашему мнению, установление такой системы таксонов недостаточно аргументировано и нечетко обосновано. Однако прежде чем перейти к более подробному анализу предлагаемой системы, необходимо отметить следующее. Все таксономические построения Hibberd основаны на изучении только 15 штаммов водорослей, содержащихся в культуре в различных коллекциях. При этом сам автор (Hibberd, 1981) указывает на путаницу в определении видовой принадлежности этих штаммов и на недостоверность их идентификации с оригинальными образцами. Именно такое положение дела и является, очевидно, наиболее серьезным аргументом против выделения этой группы организмов в качестве особого таксона любого ранга, а тем более такого высокого, как класс или отдел.

С другой стороны, хотя исследования водорослей в культуре и необходимы, так как позволяют наиболее полно проследить онтогенез у организмов данного вида, выявить и описать новые или малоизвестные стадии их развития, изучить подробности внешнего и внутреннего строения, но для таксономических выводов их мало. Во-первых, такие исследования являются научно достоверными и могут быть использованы при решении таксономических вопросов только при условии точного определения видовой принадлежности изучаемого объекта. Во-вторых, данные о тонком строении клеток, полученные на культуральном материале, должны быть подтверждены на материале, взятом из природных популяций тех же видов.

Рассмотрим теперь подробнее обоснования выделяемых таксонов. Анализируя латинские диагнозы, составленные Hibberd (1981) для класса *Tribophyceae* (=*Xanthophyceae* s. str.) и отдела *Eustigmatophyta*, мы видим, что в основном они построены на ультраструктурных особенностях зооспор, причем только коккоидных форм. При этом к *Tribophyceae* отнесены формы, у которых «Cellulae plerumque solitariae, coccoides. . .» (Hibberd, 1981 : 95), хотя известно, что у желтозеленых водорослей широко представлены и многоклеточные формы нитчатой структуры. Хлоропласты для этого класса указаны только дисковидные, тогда как в действительности именно коккоидные формы желтозеленых водорослей обладают значительным морфологическим разнообразием хлоропластов (Pascher, 1937—1939; Мейер, 1951; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Starmach, 1968; Матвієнко, Догадіна, 1978; Ettl, 1978). В качестве запасных продуктов приведены нечетко разграниченные твердые полисахариды («Polysaccharum penarium solidum bene limita nulla» — Hibberd, 1981 : 95), хотя, как известно из литературы и как неоднократно мы наблюдали в материале из природы, чаще всего в клетках желтозеленых водорослей в качестве запас-

ного продукта присутствуют капли масла. В качестве синонимов к классу *Tribophyceae* Hibberd указывает *Heterocontae* Luther, 1899; *Heterocontae* Oltmanns, 1904; *Xanthophyceae* P. Allorge ex Fritsch, 1935. С этим трудно согласиться, так как все указанные авторы вкладывали в приводимые названия более широкий смысл, объединяя в пределах группы формы с различными структурами морфологической дифференциации тела, а не исключительно коккоидные формы, как это понимает Hibberd. Кстати, A. Luther считает возможным выделение группы в ранге класса только тогда, когда сходные признаки обнаруживаются у видов с разным уровнем морфологической дифференциации тела (цит. по: Papenfuss, 1955).

Соответственно и в латинском диагнозе отдела *Eustigmatophyta* Hibberd (1981) также преобладают данные по ультраструктуре зооспор, изложенные чрезвычайно подробно. В качестве прочих признаков, отличающих *Eustigmatophyta* от *Tribophyceae*, указывается наличие только хлорофилла **a**, хотя в более поздней своей работе автор (Hibberd, 1982) не отрицает возможности обнаружения хлорофилла **c** в таких же низких концентрациях, как это указано для *Tribophyceae* (Jeffrey S., 1976).

Если сопоставить теперь приводимые автором (Hibberd, 1981) диагнозы двух групп — класса *Tribophyceae* и отдела *Eustigmatophyta* — без учета данных по ультраструктуре зооспор, то получится следующая картина:

Tribophyceae	*Eustigmatophyta*
Эукариоты	Эукариоты
Хлорофилл **a** и **c**	Хлорофилл **a**
Каротиноиды, включая диатоксантин	Каротиноиды, включая виолаксантин
Клетки главным образом одиночные, коккоидные	Клетки преимущественно одиночные, коккоидные
Хлоропласты дисковидные, зеленые или желто-зеленые	Хлоропласт один, зеленый или желто-зеленый
Запасные продукты — нечетко разграниченные полисахариды	—
Пиреноиды полупогруженные в зооспорах и в вегетативных клетках, или отсутствуют	Пиреноиды стебельчатые, имеются у большинства видов, но только в вегетативных клетках, в зооспорах отсутствуют
Оболочка иногда состоит из двух половинок	—
—	Вегетативное размножение 2—4 автоспорами
—	Покоящиеся стадии и половой процесс неизвестны

Как видно из приведенного сравнения, диагнозы обеих групп водорослей нельзя признать достаточно полными и кардинально различающимися. Отдельные положения диагнозов и в том и в другом случаях просто не указаны, например обойдены молчанием способы размножения и покоящиеся стадии у *Tribophyceae*, хотя именно эти вопросы у желтозеленых водорослей были изучены неплохо еще A. Pascher (1937—1939).

В последующей характеристике порядка *Eustigmatales* Hibberd (1981) дает еще некоторые признаки группы, отсутствующие в диагнозе отдела: формы свободноживущие или прикрепленные к субстрату посредством ножки, наличие настоящей клеточной оболочки и размножение зооспорами и апланоспорами. Для порядка, как и для класса *Eustigmatophyceae* и отдела *Eustigmatophyta*, типом таксонов принят род *Eustigmatos* Hibberd, установленный автором на базе трех видов рода *Pleurochloris* Pasch., однако в синонимике нового рода последний род как базионим pro parte не указывается (Hibberd, 1981).

В пределах порядка *Eustigmatales* Hibberd принимает 4 семейства, хотя для двух из них — *Chlorobotryaceae* и *Monodopsidaceae* — зооспоры неизвестны (Pascher, 1937—1939; Ettl, 1978; Матвієнко, Догадіна, 1978). Между тем включение тех или иных организмов в состав отдела *Eustigmatophyta* заранее предполагает «уникальную» (Hibberd, Leedale, 1972) организацию именно зооспор. Далее, сем. *Eustigmataceae* автор сближает с сем. *Pseudocharaciopsidaceae* по признаку «размножение хотя бы отчасти посредством зооспор» (Hibberd, 1981 : 101), а у представителей второго из указанных семейств зооспоры не с одним,

а с двумя жгутами, что также не вписывается в «уникальную» организацию одножгутиковых зооспор *Eustigmatophyta*.

Можно указать еще на ряд ошибок, расхождений и неточностей различного характера, допущенных Hibberd. Так, сначала он (Hibberd, 1981) приводит в составе рода *Eustigmatos* 3 вида с соответствующими синонимами из рода *Pleurochloris*: *E. vischeri* (=*P. commutata*), *E. magnus* (=*P. magna*), *E. polyphem* (=*P. polyphem*). Позже (Hibberd, 1982) в составе этого же рода он приводит лишь 2 вида, причем без всяких объяснений изменена синонимика одного из них: *E. magnus* (=*P. polyphem*). Ключ рода *Eustigmatos* построен исключительно на размерных характеристиках клеток, выращенных в культуре, при этом цифровые значения для всех трех видов перекрываются. Род *Vischeria* Hibberd приводит в другом объеме и понимании по сравнению с исходным авторским (Pascher, 1937), хотя автором рода правильно указан A. Pascher, но без каких-либо ссылок на иное понимание или иную трактовку рода. К сем. *Monodopsidaceae* Hibberd относит, помимо одного вида желтозеленых водорослей (*Monodus subterranea*), еще два вида рода *Nannochloris* из зеленых водорослей, включая их в устанавливаемый род *Nannochloropsis*. Вместе с тем последние работы по изучению пигментного состава именно этих двух видов (*N. maculata*, *N. oculata*) показали почти полную идентичность его таковому у зеленых водорослей за исключением вторичных каротиноидов (Establier, Lubian, 1982). Наконец, сам автор (Hibberd, 1981) признает искусственным выделенное им же сем. *Monodopsidaceae*, так как зооспоры у отнесенных сюда представителей отсутствуют и основным критерием различия родов являются только размерные характеристики: максимальные размеры клеток более 5 мкм — *Monodopsis*, максимальные размеры клеток менее 5 мкм — *Nannochloropsis* (Hibberd, 1981).

Все вышеизложенное делает несомненным вывод о необоснованности таксономического обособления рассматриваемой группы водорослей, тем более в ранге отдела *Eustigmatophyta* и даже класса *Eustigmatophyceae*, а также подтверждает формальный характер предложенной системы (Hibberd, 1981, 1982), полной значительных натяжек и оговорок.

ЛИТЕРАТУРА

Воденичаров Д. Ботаника. Втора част. Систематика на растенията. София: Наука и изкуство, 1975. 786 с. — *Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М.* Желтозеленые водоросли. *Xanthophyta*. — В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 272 с. — *Матвієнко О. М., Догадіна Т. В.* Жовтозелені водорості — *Xanthophyta*. — В кн.: Визначник прісноводних водоростей Української РСР, Т. 10. Київ: Наук. думка, 1978. 512 с. — *Мейер К. И.* К филогении разножгутиковых водорослей. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1951, т. 56, вып. 4, с. 50—54. — *Седова Т. В.* Основы цитологии водорослей. Л.: Наука, 1977. 172 с. — *Casper S. J.* Die Algen. — In: Urania Pflanzenreich. Niedere Pflanzen. Leipzig etc.: Urania-Verlag, 1974, p. 130—250. — *Christensen T.* The Gross Classification of Algae. — In: Algae and Man. N. Y., 1964, p. 59—64. — *Christensen T.* Algae. A taxonomic survey. Fasc. 1. Odense, 1980. 362 p. — *Dodge J. D.* Fine structure and phylogeny in the algae. — Sci. Progr., 1974, vol. 61, N 242, p. 257—274. — *Establier R., Lubian L. M.* Composicion de pigmentos en *Nannochloris maculata* Butcher y *N. oculata* Droop. Implicaciones de tipo taxonomico. — Invest. pesq., 1982, vol. 46, N 3, p. 451—457. — *Ettl H.* *Xanthophyceae*. 1 Teil. In: Susswasserflora von Mitteleuropa, Bd 3 Jena: VEB Gustav Fischer, 1978. 530 p. — *Fott B.* The phylogeny of eucaryotic algae. — Taxon, 1974, N 23, p. 446—461. — *Hibberd D. J.* *Eustigmatophytes*. — In: Phytoflagellates. N. Y., 1980, p. 319—334. — *Hibberd D. J.* Notes on the taxonomy and nomenclature of the algal classes *Eustigmatophyceae* and *Tribophyceae* (synonym *Xanthophyceae*). — Bot. J. Lin. Soc., 1981, vol. 82, N 2, p. 93—119. — *Hibberd D. J.* *Eustigmatophyceae*: introduction and bibliography. — In: Selected papers in Phycology, vol. 2. Kansas, 1982, p. 728—730. — *Hibberd D. J., Leedale G. F.* *Eustigmatophyceae* — a new algal class with unique organization of the motile cell. — Nature, 1970, vol. 225, N 5234, p. 758—760. — *Hibberd D. J., Leedale G. F.* A new algal class — the *Eustigmatophyceae*. — Taxon, 1971, N 20, p. 523—525. — *Hibberd D. J., Leedale G. F.* Observations on the cytology and ultrastructure of the new algal class, *Eustigmatophyceae*. — An. Bot., 1972, vol. 36, N 144, p. 49—71. — *Jeffrey C.* Kingdoms, Codes and Classification. — Kew Bul., 1982, vol. 37, N 3, p. 403—416. — *Jeffrey S. W.* The occurrence of chlorophyll c_1 and c_2 in algae. — J. Phycol., 1976, vol. 12, p. 349—354. — *Loeblich A. R.* III, *Loeblich L. A.* Division *Eustigmatophyta*. — In: CRC Handbook of Microbiology, 2nd ed. Vol. 2. Fungi, Algae, Protozoa et Viruses / Ed by A. I. Laskin, H. A. Lechevalier. West Palm Beach, Florida: CRC Press, 1978, p. 481—487. — *Papenfuss G. F.* Classification of the Algae. — In: A century of progress in the natural sciences, 1853—1953. California Ac. Sci. San Francisco, 1955, p. 115—224. — *Pascher A.* Heterokonten. — In: Raben-

horst's Kryptogamen-Flora. . . Bd 11. Leipzig, 1937—1939. 1092 p. — *Silva P. C.* Review of the taxonomic history and nomenclature of the yellow-green algae. — Arch. Protistenk., 1979, vol. 121, N 1—2, p. 20—63. — *Starmach K. Chrysophyta* 3, *Xanthophyceae*. — In: Flora słodkowodna Polski, 7. Warszawa: PWN, 1968. 394 s.

Харьковский государственный университет. Получено 3 IV 1985.

УДК 582.26 (571.65) Бот. журн., т. 71, № 4

Г. В. Кузьмин

К ФЛОРЕ ВОДОРОСЛЕЙ НИЗОВЬЯ Р. ЯМЫ (МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

G. V. KUZMIN. ON THE ALGAL FLORA OF THE LOWER JAMA RIVER (MAGADAN REGION)

Изложены результаты рекогносцировочного альгологического обследования р. Ямы, проведенного в июле 1978 г. Показано, что под влиянием антропогенного эвтрофирования формирование видового состава водорослей идет здесь по пути внедрения в аборигенные сообщества космополитных аллохтонов.

Промышленное освоение территории северо-востока СССР, ведущееся в последние годы широким фронтом, усиливает антропогенный пресс на окружающую среду. Под его воздействием интенсифицируются процессы эвтрофикации водоемов и меняется структура природных биоценозов, которые вступают в своеобразную антропогенную форму экзогенной сукцессии (Кузьмин, 1978; Константинов, 1981). Познание скорости и направленности сукцессионных смен имеет огромное народохозяйственное значение в плане разработки приемов рационального использования природных ресурсов водоемов с учетом мероприятий по их охране. В этой связи особую актуальность приобретает региональный таксономический мониторинг, направленный на оперативную оценку степени отличия преобразованных экосистем от природных.

В аспекте выдвинутых положений проведено рекогносцировочное обследование р. Ямы, которая относится к водосборному бассейну северо-западной части Охотского моря. Кроме пос. Ямска, расположенного в устье, на реке нет других населенных пунктов. В своем верхнем и среднем течении она пересекает Охотско-Колымский водораздельный флористический район, а в нижнем — Прибрежно-Охотский, характеризующийся холодным и влажным климатом, широким распространением каменной березы, лиственничников, высокорослых кедровых и ольховых стлаников по склонам сопок и обширными сфагново-пушициевыми болотами в приустьевых низинах рек (Хохряков, 1976).

Обследовали нижнее течение реки и водоемы ее поймы на двух участках: в окрестностях пос. Ямска и в 40 км выше по течению в районе реликтовых ельников (*Picea obovata* Ledeb.). На всех водоемах и водотоках пробы отбирали на нескольких гетеротопных участках по принятой методике (Кузьмин, 1975). Мелкоклеточные представители диатомовых и панцирные золотистые водоросли изучали с помощью чешских трансмиссионных электронных микроскопов BS-613 и BS-242B, остальные водоросли — в световом микроскопе марки Nu-2E (ГДР).

Состав водорослей обследованной акватории представлен 261 видом, разновидностью и формой. Как видно из табл. 1, разнообразны были только диатомовые, что объясняется, с одной стороны, временем сбора материала (июль), а с другой — особенностями флористического состава водорослей в северных водоемах (Прошкина-Лавренко, 1974).

Характерной особенностью пойменных водоемов р. Ямы в целом являлся высокий удельный вес представителей планктона — 53.8 %. Из них пелагиальные виды составляли 24.5, а литоральные — 29.3 %. Четыре вида (1.5 %) относились к эпипланктерам. На долю микрофитобентоса приходилось 44.7 %. При этом необходимо отметить, что сама р. Яма и особенно ручьи, в нее впадаю-

щие, почти лишены планктона; здесь в толще воды встречались в основном лишь представители бентоса.

Другой характерной чертой изученной флоры являлось относительно большое число бореальных (21), североальпийских (37) и редких для флоры СССР (38) видов. Среди последних наиболее интересны *Dactylococcopsis irregularis*, *Anabaena sedovii*, *Paraphysomonas vestita*, *Mallomonas heterospina*, *Dinobryon cylindricum* var. *alpinum*, *Stephanodiscus invisitatus*, *S. alpinus*, *S. perforatus*, *Eunotia pseudopectinalis*, *Achnathes kryophila*, *Diploneis rhombica*, *Pinnularia subborealis*, *P. rangoonensis*, *Cymbella hybrida*, *C. norvegica*, *Fragilariopsis cylindrum*, *Tribonema spirotaenia*, *T. fonticola*, *Trachelomonas komarovii*, *Heteronema abruptum*, *Koliella longiseta* (табл. 2). Доля космополитных форм составляла 61.4 %, что несколько ниже среднего значения для флор циркумбореальной области (Гецен, 1973).

ТАБЛИЦА 1

Таксономическое разнообразие водорослей обследованных водоемов (цифры — число видов с разновидностями и формами)

Отделы	Район ельников	Район пос. Ямска	Всего
Cyanophyta	1	15	15
Chrysophyta	8	12	12
Bacillariophyta	86	151	195
Xanthophyta	0	5	5
Cryptophyta	0	2	2
Dinophyta	0	1	1
Euglenophyta	0	8	8
Chlorophyta	7	19	23
Всего	102	213	261

Таксономический и эколого-географический анализ видового состава двух обследованных участков реки показал их существенную разнокачественность. Даже при субъективном сопоставлении списков видов (табл. 2) обращают на себя внимание флористическая бедность и физиономическое своеобразие водоемов района ельников. Здесь практически отсутствовали синезеленые водоросли: лишь спорадически встречались фрагменты нитей из рода *Oscillatoria*. Не обнаружено ни одного представителя из отделов *Xanthophyta*, *Cryptophyta*, *Dinophyta*, *Euglenophyta*. Из золотистых водорослей в заметном количестве присутствовали в мелких водоемах реликтовых ельников только виды родов *Chrysococcus*, *Mallomonas*, *Synura*. Из зеленых найдено всего 7 видов, однако 2 из них — *Tetraspora cylindrica* и *Draparnaldia glomerata* — обильно развивались на галечном грунте бочагов. Наиболее представительны были диатомеи (86 видов с разновидностями), однако их численное развитие невелико и обильно развивались лишь *Diatoma elongatum*, *Synedra ulna*, *Gomphonema angustatum* var. *productum* и *Ceratoneis arcus*, причем у последнего вида неоднократно наблюдались все переходы между формами.

В географическом аспекте флора водорослей района ельников представлена холодолюбивыми видами с относительно небольшим числом космополитных форм (табл. 3).

По отношению к солености воды почти все найденные виды являются олигогалобами, среди которых довольно высок процент галофобов (табл. 4).

Проведенный сапробиологический анализ («Унифицированные методы. . .», 1975) показал полное отсутствие альфа-мезосапробных представителей как в самой реке, так и в водоемах района ельников. Преобладали в основном бетамезосапробы (51.7 % от числа видов-индикаторов) при значительном долевом участии ксено- и олигосапробов (25.0 и 23.3 % соответственно), т. е. видов, не выносящих высоких концентраций органических веществ.

ТАБЛИЦА 2

Систематический список водорослей низовья р. Ямы и водоемов ее поймы

Таксон	Район ельников		Окрестности пос. Ямска			
	I	II	III	IV	V	VI
Cyanophyta						
Dactylococcopsis irregularis G. M. Smith	0	0	0	0	0	2
D. rhaphidioides Hansg. f. *rhaphidioides*	0	0	0	1	0	0
Merismopedia tenuissima Lemm.	0	0	0	0	1	0
Gloeocapsa sp. sp.	0	0	0	1	1	0
Gomphosphaeria aponina Kütz.	0	0	0	0	1	0
Snowella rosea (Snow.) Elenk.	0	0	0	1	0	0
Nostoc kihlmani Lemm.	0	0	0	0	1	0
Anabaena sedovii Kossinsk.	0	0	0	1	0	0
A. inaequalis (Kütz.) Born. et Flah.	0	0	0	1	0	0
Anabaena sp. sp. ster.	0	0	0	1	1	0
Oscillatoria limosa Ag. f. *limosa*	0	0	0	3	0	0
O. planctonica Wołosz. f. *planctonica*	0	0	0	0	1	0
Oscillatoria sp. sp.	1	0	0	2	0	0
Phormidium sp. sp.	0	0	0	0	2	0
Lyngbya sp. sp.	0	0	0	0	2	0
Chrysophyta						
Chrysococcus biporus Skuja	0	2	0	1	2	0
Paraphysomonas vestita (Stokes) Saed.	0	1	0	0	1	0
Mallomonas caudata Iwan.	0	2	0	0	1	1
M. punctifera Korsch.	0	2	0	0	1	0
M. heterospina Lund	0	2	0	0	1	0
Uroglenopsis americana (Calk.) Lemm.	0	0	0	1	0	0
Dinobryon sertularia Ehr. var. *sertularia*	0	1	0	3	0	0
D. cylindricum Imhof var. *cylindricum*	0	0	0	0	1	0
D. cylindricum var. *alpinum* (Imhof) Bachm.	0	0	0	0	1	0
D. sociale Ehr. var. *sociale*	0	0	0	0	4	0
Synura echinulata Korsch. f. *echinulata*	0	2	0	2	1	1
S. petersenii Korsch. f. *petersenii*	0	3	0	2	2	0
Bacillariophyta						
Melosira nummuloides (Dillw.) Ag.	0	0	0	1	0	0
M. moniliformis (O. Müll.) Ag. var. *subglobosa* Grun.	0	0	0	0	1	0
M. juergensii Ag. var. *juergensii*	0	0	0	1	0	0
M. varians Ag.	0	0	0	1	0	0
M. islandica O. Müll. f. *islandica*	1	0	0	0	0	0
M. distans (Ehr.) Kütz. var. *distans*	1	0	1	0	0	0
M. distans var. *alpigena* Grun.	1	1	1	0	0	1
M. distans var. *lirata* (Ehr.) Bethge	1	0	0	0	0	0
M. granulata (Ehr.) Ralfs f. *granulata*	1	0	0	2	0	1
M. granulata var. *angustissima* (O. Müll.) Hust.	1	0	0	0	0	0
M. italica (Ehr.) Kütz. f. *italica*	1	0	1	0	0	0
M. italica var. *tenuissima* (Grun.) O. Müll.	0	1	0	0	0	0
M. italica var. *valida* (Grun.) Hust.	1	0	0	0	0	0
M. italica subsp. *subarctica* O. Müll.	0	1	0	0	0	0
M. ambigua (Grun.) O. Müll.	0	1	0	0	0	1
Thalassiosira sp. sp.	0	1	0	0	2	0
Cyclotella meneghiniana Kütz.	0	0	0	5	1	1
C. stelligera Cl. et Grun.	0	1	0	0	0	0
Stephanodiscus dubius (Fricke) Hust. var. *dubius*	0	0	0	1	0	0
S. astraea (Ehr.) Grun. var. *astraea*	0	1	0	0	0	0
S. astraea var. *minutulus* (Kütz.) Grun.	0	1	0	1	0	0
S. invisitatus Hohn et Hellerman	0	0	0	1	0	0
S. alpinus Hust.	1	0	0	0	0	0
S. perforatus Genkal et Kuzmin	1	1	0	0	0	0
Tetracyclus lacustris Ralfs var. *lacustris*	0	0	1	0	0	0
T. rupestris (A. Br.) Grun.	1	1	1	1	0	0
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz. var. *fenestrata*	1	1	4	0	0	0
T. flocculosa (Roth) Kütz.	1	1	5	3	0	2
Meridion circulare Ag. var. *circulare*	1	1	1	1	0	0

Таксон	Район ельников		Окрестности пос. Ямска			
	I	II	III	IV	V	VI
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	1	1	0	1	1	0
Diatoma vulgare Bory var. *vulgare*	0	1	0	1	0	0
D. vulgare var. *breve* Grun.	0	0	0	1	0	0
D. vulgare var. *lineare* V. H.	1	0	0	1	0	0
D. elongatum (Lyngb.) Ag. f. *elongatum*	3	1	4	2	1	1
D. hiemale (Lyngb.) Heib. var. *hiemale*	0	0	0	0	0	1
D. hiemale var. *mesodon* (Ehr.) Grun.	1	0	0	1	0	0
D. anceps (Ehr.) Kirchn.	1	1	1	1	0	0
Opephora martyi Herib. var. *martyi*	0	0	0	1	0	1
Fragilaria verescens Ralfs var. *elliptica* Hust.	1	0	0	0	0	0
F. virescens var. *oblongella* Grun.	1	0	0	0	0	0
F. leptostauron (Ehr.) Hust. var. *leptostauron*	0	0	0	1	0	0
F. leptostauron var. *dubia* Grun.	0	0	0	1	1	0
F. construens (Ehr.) Grun. var. *construens*	1	0	0	0	1	0
F. construens var. *venter* (Ehr.) Grun.	1	0	0	0	1	0
F. pinnata Ehr. var. *pinnata*	0	0	1	1	1	0
F. pinnata var. *lancettula* (Schum.) Hust.	0	0	1	0	0	1
Ceratoneis arcus (Ehr.) Kütz. var. *arcus*	5	1	2	1	0	0
C. arcus var. *linearis* Holmboe *f. linearis*	5	1	0	0	0	2
C. arcus var. *linearis* f. *recta* (Skv. et Meyer) Pr.-Lavr.	2	1	0	0	0	0
C. arcus var. *amphioxys* (Rabenh.) Brun.	2	1	0	0	0	0
Synedra pulchella (Ralfs) Kütz. var. *pulchella*	0	0	0	2	0	3
S. vaucheriae Kütz. var. *vaucheriae*	1	1	0	1	0	0
S. ulna (Nitzsch.) Ehr. var. *ulna*	4	1	2	0	0	0
S. rumpens Kütz. var. *rumpens*	1	0	0	1	0	0
S. rumpens var. *meneghiniana* Grun.	0	0	0	5	0	0
S. rumpens var. *familiaris* (Kütz.) Grun.	0	0	0	1	0	0
S. rumpens var. *fragilarioides* Grun.	1	0	0	1	0	0
S. cyclopum Brutschy	0	0	0	0	0	1
S. minuscula Grun.	2	0	0	3	0	3
S. tabulata (Ag.) Kütz. var. *tabulata*	0	0	0	1	1	0
S. tabulata var. *acuminata* Grun.	0	0	0	1	0	1
Eunotia lunaris (Ehr.) Grun. var. *lunaris*	1	1	0	0	0	2
E. alpina (Näg.) Hust.	0	1	0	0	0	0
E. tenella (Grun.) Hust.	1	0	0	0	0	0
E. septentrionalis Oestr. var. *septentrionalis*	0	0	1	0	0	1
E. septentrionalis var. *bidens* Hust.	0	0	1	0	0	0
E. polydentula Brun. var. *polydentula*	0	0	1	0	0	0
E. crista-galli Cl.	0	1	0	0	0	0
E. pectinalis (Dillw.? Kütz.) Rabenh. var. *pectinalis*	1	0	0	0	0	0
E. faba (Ehr.) Grun. var. *faba*	1	0	0	1	0	0
E. praerupta Ehr. var. *praerupta*	1	1	0	0	0	0
E. praerupta var. *inflata* Grun.	0	1	0	0	0	0
E. praerupta var. *bidens* (W. Sm.) Grun.	1	0	0	0	0	0
E. praerupta var. *muscicola* Boye P.	0	0	1	0	0	0
E. triodon Ehr.	0	0	0	1	0	0
E. pseudopectinalis Hust.	1	0	0	0	0	0
Cocconeis placentula Ehr. var. *placentula*	0	2	0	0	0	0
C. scutellum Ehr. var. *scutellum*	0	0	0	5	0	1
Eucocconeis flexella Kütz.	0	1	0	0	0	0
Achnanthes hauckiana Grun. var. *hauckiana*	0	0	0	1	1	1
A. delicatula (Kütz.) Grun. var. *delicatula*	0	0	0	1	0	0
A. kryophyla Boye P.	1	0	0	0	0	0
A. lanceolata (Breb.) Grun. f. *capitata* O. Müll.	0	1	0	0	0	0
Rhoicosphenia curvata (Kütz.) Grun. var. *curvata*	0	0	0	1	0	1
Mastogloia lanceolata Thw.	0	0	0	0	0	1
M. exigua Lewis	0	0	0	1	2	0
Diploneis interrupta (Kütz.) Cl. var. *interrupta*	0	0	0	1	1	0
D. rhombica Scabitsch.	0	0	0	0	1	0
D. didyma (Ehr.) Cl.	0	0	0	1	0	0
Frustulia vulgaris Thw. var. *vulgaris*	0	0	0	1	0	1
F. vulgaris var. *capitata* Krasske	0	0	0	1	1	0
Anomoeoneis exilis (Kütz.) Cl.	1	0	0	0	0	0
Stauroneis phoenicenteron Ehr. f. *phoenicenteron*	0	1	0	1	0	0
S. phoenicenteron f. *gracilis* (Dipp.) Hust.	0	0	0	1	0	0

Таксон	Район ельников		Окрестности пос. Ямска			
	I	II	III	IV	V	VI
S. anceps Ehr. f. *anceps*	0	0	0	1	0	0
S. anceps f. *linearis* (Ehr.) Cl.	0	0	0	1	0	0
S. parvula Grun. var. *parvula*	1	0	0	1	1	0
S. smithii Grun. var. *karelica* Wisl. et Kolbe	0	0	0	0	1	0
Navicula gregaria Donk. var. *gregaria*	0	0	0	1	0	0
N. mutica var. *cohnii* (Hilse) Grun.	0	0	0	0	1	0
N. contenta Grun. f. *contenta*	0	0	0	1	0	1
N. bacillum Ehr. var. *minor* V. H.	1	0	0	0	0	0
N. pseudoscutiformis Hust.	0	1	0	0	0	0
N. rhynchocephata Kütz. var. *rhynchocephala*	0	0	0	1	3	0
N. rhynchocephala var. *orientalis* I. Kiss.	0	0	0	1	3	0
N. rostellata Kütz.	0	0	0	1	0	0
N. viridula Kütz. var. *viridula*	0	0	0	1	0	0
N. viridula var. *slesvicensis* (Grun.) Cl.	0	0	0	1	0	0
N. capitata Ehr. var. *capitata*	1	0	0	0	0	0
N. capitata var. *hungarica* (Grun.) Ross	0	0	1	1	0	0
N. radiosa Kütz. var. *radiosa*	0	0	0	1	0	0
N. gracilis Ehr.	0	0	0	1	0	1
N. peregrina (Ehr.) Kütz. var. *peregrina*	0	0	0	2	1	1
N. peregrina var. *kefvingensis* (Ehr.) Cl.	0	0	0	1	0	0
N. peregrina var. *lanceolata* Skv.	0	0	0	1	0	0
N. menisculus Schum. var. *menisculus*	0	0	0	3	0	0
N. menisculus var. *meniscus* (Schum.) Hust.	0	0	0	1	0	0
N. tuscula (Ehr.) Grun. f. *obtusa* Hust.	0	0	0	1	0	0
N. salinarum Grun. f. *salinarum*	0	0	0	3	2	0
N. digitoradiata (Greg.) A. S. var. *digitoradiata*	0	0	0	2	0	0
N. dicephala (Ehr.) W. Sm. var. *dicephala*	0	0	0	0	0	1
N. exigua (Greg.) O. Müll. var. *exigua*	1	0	0	0	0	1
N. lanceolata (Ag.) Kütz. var. *lanceolata*	0	0	0	1	0	0
N. pusilla W. Sm. var. *pusilla*	0	0	0	1	1	1
N. pusilla var. *lanceolata* Grun.	0	0	0	0	1	1
N. pygmaea Kütz.	0	0	0	1	1	1
N. elegans W. Sm. f. *elegans*	0	0	0	2	1	0
Pinnularia appendiculata (Ag.) Cl. var. *appendiculata*	0	0	0	1	0	0
P. subcapitata Greg. var. *subcapitata*	1	1	0	0	0	0
P. globiceps Greg. var. *globiceps*	2	0	0	1	4	1
P. globiceps var. *krookii* Grun.	0	0	0	1	0	1
P. microstauron (Ehr.) Cl. f. *microstauron*	0	0	0	0	1	0
P. lata (Bréb.) W. Sm. var. *lata*	1	0	0	0	0	0
P. borealis Ehr. var. *borealis*	0	1	0	0	0	1
P. borealis var. *brevicostata* Hust.	0	0	0	1	1	0
P. subborealis Hust.	0	0	0	0	1	1
P. gibba Ehr. var. *mesogongyla* (Ehr.) Hust.	0	1	0	0	0	0
P. gibba var. *linearis* Hust.	0	1	0	0	0	0
P. rangoonensis (Grun.) Cl.	0	0	0	0	1	0
P. brevicostata Cl. var. *brevicostata*	0	0	0	0	1	0
P. viridis (Nitzsch) Ehr. var. *rupestris* (Hantzsch) Cl.	0	0	0	0	0	1
Caloneis bacillum (Grun.) Mer. var. *bacillum*	0	0	0	0	1	0
Gyrosigma distortum (W. Sm.) Cl. var. *distortum*	0	0	0	0	1	0
G. wansbeckii (Donk.) Cl.	0	0	0	1	0	0
Pleurosigma angulatum (Queck.) W. Sm. var. *angulatum*	0	0	0	1	0	0
Amphiprora puludosa W. Sm. var. *paludosa*	0	0	0	1	0	0
A. alata Kütz. var. *alata*	0	0	0	0	0	1
Amphora veneta Kütz. var. *veneta*	0	0	0	0	1	0
A. holsatica Hust.	0	0	0	1	2	0
Cymbella hybrida Grun. var. *hybrida*	1	0	0	0	0	0
C. turgida (Greg.) Cl.	0	0	1	0	0	0
C. ventricosa Kütz. var. *ventricosa*	1	1	0	0	1	1
C. hebridica (Greg.) Grun.	0	0	0	0	1	0
C. norvegica Grun.	0	0	0	0	1	0
C. parva (W. Sm.) Cl.	1	0	0	0	0	0
C. cistula (Hemp.) Grun. var. *cistula*	1	1	1	1	0	0
Didymosphenia geminata (Lyngb.) M. Schmidt	0	0	1	0	0	0
Gomphonema acuminatum Ehr. var. *acuminatum*	1	0	1	0	0	0
G. acuminatum var. *brebissonii* (Kütz.) Cl.	0	0	1	0	0	0

Таксон	Район ельников		Окрестности пос. Ямска			
	I	II	III	IV	V	VI
G. parvulum (Kütz.) Grun. var. *parvulum*	0	0	0	0	0	1
G. angustatum (Kütz.) Rabenh. var. *angustatum*	0	0	0	0	0	1
G. angustatum var. *productum* Grun.	4	1	0	0	0	0
G. angustatum var. *undulatum* Grun.	0	0	0	1	0	0
G. longiceps Ehr. var. *longiceps*	1	0	0	0	0	0
G. longiceps var. *montanum* f. *suecicum* Grun.	0	1	0	0	0	0
G. gracile Ehr. var. *gracile*	0	1	0	0	0	0
G. tergestinum (Grun.) Fricke	1	0	0	0	0	0
G. bohemicum Reich. et Fricke	1	0	0	0	0	0
G. olivaceum (Lyngb.) Kütz. var. *olivaceum*	0	0	1	0	0	0
Rhopalodia gibba (Ehr.) O. Müll. var. *ventricosa* (Ehr.) Grun.	0	0	0	0	1	0
R. musculus (Kütz.) O. Müll. var. *musculus*	0	0	0	0	1	1
R. musculus (Kütz.) O. Müll. var. *mirabilis* Fricke	0	0	0	0	1	0
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. f. *capitata* O. Müll.	0	0	0	0	0	1
Nitzschia tryblionella Hantzsch var. *tryblionella*	0	0	0	2	0	0
N. tryblionella var. *levidensis* (W. Sm.) Grun.	0	0	1	1	1	1
N. tryblionella var. *obtusiuscula* Grun.	0	0	0	1	0	0
N. hungarica Grun. var. *hungarica*	0	0	0	1	0	0
N. acuminata (W. Sm.) Grun.	0	0	0	0	0	1
N. apiculata (Greg.) Grun.	0	0	0	0	1	0
N. angustata (W. Sm.) Grun. var. *constricta* Meist.	0	1	0	2	0	0
N. stagnorum Rabenh.	1	0	0	0	0	0
N. dissipata (Kütz.) Grun.	1	0	0	0	0	0
N. amphibia (Grun.) var. *thermalis* Boye P.	0	0	0	0	2	0
N. capitellata Hust.	0	1	0	1	1	1
N. heufleriana Grun. var. *elongata* Pant.	0	0	0	2	0	0
N. frustulum (Kütz.) Grun. var. *frustulum*	0	0	0	0	1	0
N. frustulum var. *subsalina* Hust.	0	0	0	0	1	0
N. romana Grun.	0	1	0	0	1	0
N. kuetzingiana Hulse	0	0	0	0	1	0
N. vermicularis (Kütz.) Grun.	0	0	1	1	0	0
N. sigma (Kütz.) W. Sm. var. *sigma*	0	0	0	1	1	0
N. acicularis W. Sm. var. *acicularis*	0	0	1	3	3	3
Fragilariopsis cylindrus (Grun.) Helmcke et Krieger	1	0	0	1	2	0
Fragilariopsis sp. sp.	1	0	0	4	1	1
Surirella ovata Kütz. var. *ovata*	1	0	2	4	1	1
Xanthophyta						
Ophiocytium lagerheimii Lemm.	0	0	0	1	0	0
Tribonema monochloron Pasch. et Geitl.	0	0	0	1	0	0
T. spirotaenia Ettl	0	0	0	1	0	0
T. fonticola Ettl	0	0	0	2	0	0
T. minus Hanzen	0	0	0	3	0	0
Cryptophyta						
Chroomonas nordstedtii Hansg. f. *minor* Nyg.	0	0	0	1	0	0
Cryptomonas sp. sp.	0	0	0	0	2	0
Dinophyta						
Gymnodinium sp. sp.	0	0	0	1	0	0
Euglenophyta						
Trachelomonas komarovii Skv.	0	0	0	1	0	0
T. intermedia Dang. f. *intermedia*	0	0	0	1	0	0
T. oblonga Lemm. var. *oblonga*	0	0	0	1	0	0
T. abrupta Swir. var. *abrupta*	0	0	0	1	0	0
T. lacustris Drez. emend. Balech var. *lacustris*	0	0	0	0	0	1
Euglena deses Ehr. f. *deses*	0	0	0	1	0	0
Phacus caudatus Hübner var. *caudatus*	0	0	0	1	0	0
Heteronema abruptum Skuja	0	0	0	1	0	0
Chlorophyta						
Chlamydomonas incerta Pasch.	0	2	0	1	0	0
Carteria crucifera Korsch. var. *crucifera*	0	0	0	1	0	0

Таблица 2 (*продолжение*)

Таксон	Район ельников		Окрестности пос. Ямска			
	I	II	III	IV	V	VI
Pandorina morum (Müll.) Bory	0	1	0	5	0	0
Tetraspora cylindrica (Wahlnbg.) Ag.	1	3	0	0	0	0
Chlorella sp. sp.	0	1	0	1	1	0
Ankistrodesmus acicularis (A. Br.) Korsch. var. *acicularis*	0	2	0	0	0	0
A. subcapitatus Korsch.	0	1	0	0	0	0
A. arcuatus Korsch.	0	0	0	0	1	0
A. pseudomirabilis Korsch. var. *pseudomirabilis*	0	0	0	1	0	0
A. angustus Bern.	0	0	0	2	2	3
A. convolutus Corda	0	0	0	1	0	0
S cenedesmus acutus Meyen f. *alternans* Hortob.	0	0	0	1	0	0
S. ecornis (Ralfs) Chod. f. *ecornis*	0	0	0	2	0	0
S. brevispina (G. M. Smith) Chod. var. *brevispina*	0	0	0	1	1	0
S quadricauda (Turp.) Bréb. f. *quadricauda*	0	0	0	2	0	0
Ulothrix variabilis Kütz.	0	0	0	1	0	0
U. tenerrima Kütz.	0	0	0	1	0	0
Koliella longiseta (Vischer) Hindak	0	0	0	2	0	2
Microspora sragnorum (Kütz.) Lagerh.	0	0	0	2	0	0
Draparnaldia glomerata (Vauch.) Ag.	0	3	0	0	0	0
Bulbochaete sp. ster.	0	0	0	1	0	0
Mougeotia sp. ster.	0	0	0	1	1	0
Euastrum dissimile (Nordst.) Schm. var. *dissimile*	0	0	0	0	0	1

Примечание. I — р. Яма, русло; II — пойменные водоемы; III — р. Яма, устье; IV — бочаг; V — озеро; VI — ручей Черный. Шкала обилия (по: Вислоух, 1916): 1 — очень редко, 2 — редко, 3 — нередко, 4 — часто, 5 — очень часто.

ТАБЛИЦА 3

Географическое распространение найденных видов водорослей

Биогеографическая характеристика	Район ельников		Район пос. Ямска	
	число видов	% от числа видов	число видов	% от числа видов
Космополиты	48	47.0	142	66.7
Бореальные	15	14.7	12	5.6
Североальпийские	22	21.6	24	11.3
Малоизученные	17	16.7	35	16.4
Всего	102	100	213	100

ТАБЛИЦА 4

Распределение индикаторных видов водорослей по зонам галобности (по: Прошкина-Лавренко, 1953)

Индикаторы зон галобности	Район ельников		Район пос. Ямска	
	число видов	% от числа видов	число видов	% от числа видов
Олигогалобы				
Галофобы	22	26.2	24	14.8
Индифференты	54	64.3	79	48.8
Галофилы	7	8.3	29	17.9
Мезогалобы	1	1.2	30	18.5
Всего	84	100	162	100

Оценка структурно-функциональных особенностей фитоценозов свидетельствует о том, что экосистемы всех исследованных водоемов в районе ельников находились в климаксной фазе развития, для которой характерны невысокая численность, выравненность видов по обилию (эквитабильность) и преимущественная вегетация представителей олиго- и мезотрофных вод. Во флорогенетическом отношении это зрелое, давно сложившееся сообщество.

Экологические условия в окрестностях пос. Ямска гораздо разнообразнее. Прежде всего все водоемы, включая и устьевой участок реки, в той или иной степени подвержены антропогенному воздействию. Особенно сильно загрязнены растворенным органическим веществом небольшие водоемы в зоне поселка, где найдено 19 (20.2 %) типичных альфа-мезосапробных видов с высоким численным развитием. Холодолюбивый характер флоры в целом сохраняется, однако относительное обилие бореальных и североальпийских элементов резко снижается за счет возрастания космополитных видов (см. табл. 3). В отличие от вышележащего участка реликтовых ельников здесь разнообразнее представлены синезеленые, среди которых преобладали виды родов *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*, а среди золотистых водорослей доминировали виды *Dinobryon*. Представители отделов *Xanthophyta*, *Cryptophyta*, *Dinophyta*, *Euglenophyta* встречались спорадически; можно отметить лишь *Tribonema fonticola* и *T. minus*, развивавшихся несколько обильнее, и мелкоклеточные виды рода *Cryptomonas*, идентификация которых встретила большие затруднения. Много разнообразнее были зеленые водоросли с численным преобладанием мезотрофных форм. Необходимо особо отметить *Pandorina morum*, достигавшей степени слабого цветения в одном из бочагов на окраине поселка. Диатомовые водоросли (см. табл. 1), как и на предыдущем участке, занимали первое место по числу видов (151), но их численное развитие было много выше и доминировали здесь мезо- и эвтрофные виды. Особенно обильно были представлены *Cyclotella meneghiniana*, *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *Diatoma elongatum*, *Synedra rumpens* var. *meneghiniana*, *Pinnularia globiceps*, *Surirella ovata*, *Cocconeis scutellum* и др. Факт нахождения последнего вида, как впрочем и вообще большого числа типичных мезогалобов и даже некоторых морских представителей (см. табл. 2, 4) во флоре пресноводных водоемов устьевого участка р. Ямы, исключительно интересен. Ранее *C. scutellum* с двумя разновидностями — var. *parva* Grun. и var. *minutissimum* Grun. — был найден в пресноводном Телецком озере В. С. Порецким и В. С. Шешуковой (1953). Авторы предположили возможность заноса панцирей солоноватоводных диатомовых в озеро. Однако вероятность одновременного заноса типовой и двух других разновидностей настолько мала, что реальнее предположить наличие высокой экологической пластичности у этого вида. В нашем материале подавляющее большинство клеток *C. scutellum* имели хорошо выраженные хлоропласты. Также вполне жизнеспособными выглядели и другие солоноватоводные виды.

По-видимому, диапазон толерантности этих форм много шире, чем предполагалось до сих пор. Нельзя исключать и возможность приспособления организмов к изменившимся в водоемах окрестностей пос. Ямска абиотическим факторам, где антропогенное эвтрофирование привело к увеличению содержания биогенных элементов и повышению общей минерализации воды. Здесь по сравнению с водоемами района ельников (см. табл. 4) существенно снизилось относительное число галофобных и индифферентных видов, но зато резко увеличилось число галофилов, и особенно мезогалобов.

Степень флористического сходства двух рассмотренных участков по формуле Чекановского—Сёренсена (Грейг-Смит, 1967), как и следовало ожидать, оказалась очень низкой (36 %).

Суммируя представленные данные, можно заключить, что по сравнению с реперными водоемами районов ельников смена экологических условий в водоемах окрестностей пос. Ямска привела к коренной перестройке сложившихся фитоценозов, характеризующейся ярко выраженной монодоминантностью, высоким численным развитием мезо- и эвтрофных видов, уменьшением доли стенобионтов на фоне резкого увеличения числа форм с широким диапазоном экологической валентности и внедрением в аборигенные сообщества космополитных аллохтонов.

ЛИТЕРАТУРА

Вислоух С. М. Биологический анализ воды (приложение). — В кн.: *Златогоров С. И.* Руководство по теоретической и практической микробиологии. — Практическая медицина, 1916, т. 7, вып. 8, с. 225—304. — *Гецен М. В.* Водоросли бассейна Печоры. Л.: Наука, 1973. 148 с. — *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 358 с. — *Константинов А. С.* Оценка и индикация состояния водных экосистем в условиях антропогенного воздействия. — В кн.: Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоиздат, 1981, с. 75—89. — *Кузьмин Г. В.* Фитопланктон. Видовой состав и обилие. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Л.: Наука, 1975, с. 73—90. — *Кузьмин Г. В.* Фитопланктон. — В кн.: Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978, с. 122—140. — *Порецкий В. С., Шешукова В. С.* Диатомовые Телецкого озера и связанных с ним рек. — В кн.: Диатомовый сборник. Л.: Изд-во ЛГУ, 1953, с. 107—172. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли — показатели солености воды. — В кн.: Диатомовый сборник. Л.: Изд-во ЛГУ, 1953, с. 186—205. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли современных морей и озер. — В кн.: Диатомовые водоросли СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974. 403 с. — *Унифицированные* методы исследования качества вод. Ч. III. Методы биологического анализа вод. М.: СЭВ, 1977. 228 с. — *Хохряков А. П.* Материалы к флоре южной части Магаданской области. — В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 3—36.

Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, Магадан.

Получено 22 II 1983.

УДК 582.26 : 581.526.53 (23.0) (575)

Бот. журн., т. 71, № 4

Ж. Ф. Пивоварова

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВОДОРОСЛЕВЫХ ГРУППИРОВОК ГОРНЫХ СТЕПЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

J. F. PIVOVAROVA. THE DISTINCTIVE FEATURES OF THE FLORISTIC COMPOSITION AND PHYTOCOENOTICAL ORGANIZATION OF ALGAL GROUPINGS OF NORTH-EAST ASIA MOUNTAIN STEPPES

Впервые дан анализ альгофлоры почв каштанового ряда островных степей Северо-Восточной Азии. Выявлены 242 вида и внутривидовых таксонов, из которых 54.5 % приходится на долю синезеленых водорослей. Ведущим является сем. *Oscillatoriaceae*, что характерно не только для равнинных зональных степей, но и для горных. Соотношение синезеленых и зеленых водорослей (показатель аридности) для исследуемого региона высок (3 : 1) и сходен с таковым отдельных провинций Сахаро-Гобийской пустынной области. Отличительной чертой альгогруппировок приполярных степей является резко возросшая роль видов рода *Schizothrix*, которые входят в доминантный комплекс и могут рассматриваться как экологический викариат рода *Scytonema*.

Изучали альгофлору почв горных степей Яно-Оймяконского нагорья и вдоль р. Колымы и для сравнения — пограничного региона Центрально-Якутской депрессии (долинные степи окрестностей г. Якутска). За основу брали Колымские и Нерские степи, где проводили более углубленные исследования. Колымские степи, расположенные по южному склону левого берега р. Колымы, являются типичными для всей Северо-Восточной Азии (Хохряков, 1983). Почвы маломощные щебнистые, близкие к каштановым, под разнотравно-злаковой ассоциацией из видов *Poa attenuata* Trin., *Agropyrum jacutorum* Nevski, *Dracocephalum palmatum* Steph., *Saxifraga multiflora* Ledeb. и др. Нерские степи занимают крутые склоны правого берега р. Неры, сложенные щебнистым делювием на светлокаштановых почвах. Геоботаническое описание горных степей было сделано М. Н. Караваевым и Л. А. Добрецовой (1964). Здесь широко распространены разнотравно-злаковые формации. Травостой очень разрежен, покрытие 30 %. Ассоциация разнотравно-злаково-осочковая (*Festuca lenensis* Drob., *Poa botryoides* Trin., *Carex duriuscula* C. A. Mey., *Artemisia pubescens* Ledeb.) (Скрябин, 1968). Янские степи также относятся к склоновым

сухим злаково-полынным степям на каштановых почвах с большим количеством дресвы и камней. Преобладают злаково-полынные степи из *Agropyrum cristatum* (L.) Gaert., *Festuca lenensis*, *Artemisia frigida* Willd. Проективное покрытие около 40—50 %.

В отличие от вышеназванных Центрально-Якутские (Ленские) и Индигирские степи сформированы на террасах. Почвы каштановые с несколько лучшим режимом увлажнения могут подпитываться грунтовыми водами (Волковинцер, 1978). Ленские «четырехзлаковые степи» (Караваев, 1945) имеют проективное покрытие 40—50 %, высоту травостоя — 10—15 см. Индигирские степи — это самый северный вариант приполярных островных степей. Первая надпойменная терраса сильно затопляется водой и пробы на ней не отбирались. Вторая надпойменная терраса представляет собой осочковую степь с *Carex duriuscula*, проективное покрытие 85—100 %, с явными признаками олуговения. Третья терраса сухая, без грунтовой подпитки. На каштановых почвах развивается ксерофитная степь из *Koeleria cristata* Pers. и *Artemisia pubescens* с проективным покрытием около 50 %.

В этих почвах каштанового ряда горных островных степей Северо-Восточной Азии были зарегистрированы 242 вида и формы водорослей, относящихся к 5 отделам, 21 порядку, 46 семействам и 77 родам. По отделам водоросли распределены следующим образом: синезеленых — 132 вида (54.5 %), зеленых — 44 (18.2 %), желтозеленых — 33 вида (13.6 %), диатомовых — 29 (12.0 %) и эвгленовых — 4 (1.7 %). Отношение числа видов и родов (Толмачев, 1974) дает определенное представление о характере видовой насыщенности родов. В целом для северо-востока Азии это соотношение равно 3.14 : 1, однако на фоне общего показателя видовой насыщенности в разных отделах это соотношение может значительно различаться (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Соотношение численности различных таксонов в почвах горных степей Северо-Восточной Азии

Таксоны	Синезеленые	Зеленые	Желтозеленые	Диатомовые	Эвгленовые	Всего
Порядки	5	6	6	3	1	21
Семейства	14	12	12	7	1	46
Роды	24	19	19	13	2	77
Виды	132	44	33	29	4	242
Отношение числа видов и родов	5.73 : 1	2.31 : 1	1.73 : 1	2.23 : 1	2 : 1	3.14 : 1

Наибольшей видовой насыщенностью обладают синезеленые водоросли, которые разнообразнее всего представлены в исследованных почвах. Это самая пластичная и самая древняя группа низших растений. Нарастание видового разнообразия в родах идет от террасовых степей к склоновым, где резче выражен степной тип почвообразования (табл. 2). Наиболее близкими оказываются альгофлоры почв Колымских и Нерских сухих склоновых степей, где соотношение числа видов и числа родов 2.5 : 1, а у синезеленых — колеблется от 3.5 до 3.9 : 1, значительно превосходя соответствующие соотношения в террасовых степях. Янские степи по видовой насыщенности приближаются к Колымским и Нерским степям, составляя единую группу (блок) сухих склоновых степей. Второй блок степей составляют более увлажненные террасовые Индигирские и Ленские степи, где соотношение числа видов к числу родов 1.8 : 1.

Для выяснения степени аридности региона был использован показатель аридности, предложенный Л. Н. Новичковой-Ивановой (1980), т. е. соотношение числа видов синезеленых водорослей и числа видов зеленых. Результаты оказались очень интересными. В целом для степей северо-восточной Азии этот показатель равен 3 : 1, что свидетельствует о значительной степени аридности горных степей. Его сравнение с показателем аридности, полученным для Сахаро-Гобийской пустынной области Новичковой-Ивановой (1980), позволяет говорить об определенных чертах их сходства. Показатель аридности для Са-

харо-Гобийской пустынной области равен 1.9 : 1, в то время как по отдельным провинциям он может колебаться от 1.9 : 1 до 3.6 : 1. Его значения весьма сходные и для исследованных горных степей Азии (табл. 3).

Данные табл. 3 позволяют заключить, что во всех степных ценозах нагорий и депрессий в видовом отношении преобладают синезеленые водоросли (46.3—55 %), они составляют около половины флористического состава. Показатель аридности выше в склоновых степях нагорий, нежели в степях депрессий. По флористическому разнообразию и показателю аридности альгофлора каштановых почв Колымского нагорья более всего тяготеет к Нерским степям Яно-Оймяконского нагорья. Альгофлора почв степных ценозов Центрально-Якутской депрессии по показателю аридности ближе стоит к альгофлоре террасовых степей р. Индигирки и склоновым Янским степям. Такое уменьшение показателя аридности вполне объясняется экологией исследованных территорий. Центрально-Якутская депрессия характеризуется глубоко промерзающим грунтом и летним подпитыванием грунтовыми водами, заливанием в момент подъема воды в р. Лене. Аналогичные условия складываются и на террасах р. Индигирки. Следовательно, уменьшение разницы между числом видов синезеленых и зеленых водорослей в указанных районах, т. е. снижение показателя аридности, вполне оправдано.

Важной характеристикой флоры является относительное постоянство места ведущих семейств, что может свидетельствовать о степени родства сравниваемых флор. Во всех исследованных альгофлорах горных островных степей первое место стабильно занимает сем. *Oscillatoriaceae*, на долю которого приходится 21—34 % от всего видового состава. Это весьма характерный показатель не только для данного региона, но и для зональных почв степных экосистем (Штина, Болышев, 1963; Сдобникова, 1969, и др.) и Сахаро-Гобийской пустынной области (Новичкова-Иванова, 1980). В почвах склоновых степей второе — третье места занимают семейства *Chlamydomonadaceae* и *Naviculaceae*, а в террасовых — сем. *Pleurochloridaceae*, которое в склоновых степях отодвинуто на четвертое-пятое места. Для большинства степей данного региона сем. *Schizothri-*

ТАБЛИЦА 2

Видовая насыщенность родов в почвах исследованных степей Северо-Восточной Азии

Отдел водорослей	Степи														
	склоновые									террасовые					
	Колымские			Нерские			Янские			Индигирские			Ленские		
	роды	виды	отношение	роды	виды	отношение	роды	виды	отношение	роды	виды	отношение	роды	виды	отношение
Синезеленые	22	87	3.9 : 1	21	77	3.5 : 1	6	18	3.0 : 1	13	31	2.4 : 1	8	19	2.3 : 1
Зеленые	13	30	2.3 : 1	11	28	2.5 : 1	4	9	2.5 : 1	10	16	1.6 : 1	8	11	1.3 : 1
Желтозеленые	14	21	1.5 : 1	14	20	1.4 : 1	1	1	1.0 : 1	9	13	1.4 : 1	3	5	1.6 : 1
Диатомовые	11	18	1.6 : 1	11	21	1.9 : 1	6	9	1.5 : 1	2	3	1.5 : 1		Нет	
Эвгленовые	1	1	1.0 : 1	2	4	2.0 : 1	1	1	1.0 : 1	1	2	2.0 : 1		»	
Всего	61	157	2.5 : 1	59	150	2.5 : 1	18	38	2.1 : 1	35	65	1.9 : 1	19	35	1.8 : 1

8*

chaceae является ведущим и входит в состав первых пяти, что может рассматриваться как экологический викариат сем. *Scytonemataceae*, характерного для зональных сухостепных почв с умеренно теплым климатом. Виды рода *Schizothrix* входят в состав доминантных групп многих степных криоаридных почв северо-востока Азии. Террасовые степи Индигирки и Центрально-Якутской депрессии (Ленские степи) в числе ведущих пяти имеют семейства *Ulotrichaceae* и *Gloeocapsaceae*, что свидетельствует об относительно хорошем режиме увлажнения. Для сравнения альгофлор нет необходимости сопоставлять все семейства, достаточно анализа порядкового расположения 10—15 ведущих семейств (Толмачев, 1970), которые могут включать в себя более 50 % видового состава, а для высоких широт даже значительно больше. Исследованные горные степи это соотношение выдерживают. В среднем 10 ведущих семейств Колымских и Нерских степей содержат 68 и 75 % всей альгофлоры соответственно. В число ведущих включались семейства, содержащие не менее 4 видов. Ведущими родами были *Phormidium*, *Oscillatoria*, *Chlamydomonas*, *Gloeocapsa*, *Microcoleus*, *Pinnularia*, *Lyngbya*. Практически во всех степях наибольшим разнообразием видов отличались роды *Phormidium* (10—28 % от общего флористического состава) и *Oscillatoria* (7—12 %), третье-четвертое места занимают роды *Nostoc* и *Chlamydomonas*.

ТАБЛИЦА 3

Распределение систематических групп водорослей и показатель аридности исследованных горных степей Северо-Восточной Азии

Отдел водорослей	Нагорье								Центрально-Якутская депрессия	
	Колымское		Яно-Оймяконское							
	степи									
	колымские		нерские		янские		индигирские		ленские	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Синезеленые	87	55.0	77	51.3	18	47.4	31	46.3	19	54.3
Зеленые	30	19.1	28	18.6	9	23.7	16	26.8	11	31.4
Желтозеленые	21	13.9	20	13.3	1	2.6	13	19.5	5	14.3
Диатомовые	18	11.4	21	14.0	9	23.7	3	4.5	0	0
Эвгленовые	1	0.6	4	2.8	1	2.6	2	2.9	0	0
Всего	157	100	150	100	38	100	65	100	35	100
Показатель аридности	2.9 : 1		2.7 : 1		2.0 : 1		1.9 : 1		1.7 : 1	

Каковы же флористические связи между отдельными островными степями северо-востока Азии? Проведенные расчеты коэффициентов общности флор по Жаккару (K_J) позволяют сделать некоторые обобщения. Сходство исследуемых флор лежит в пределах 0.13—0.35 (табл. 4). На уровне сравнения флористических списков наибольшим сходством обладают альгофлоры Колымских и Нерских степей (K_J=0.35). На втором месте стоят связи Индигирских степей с Нерскими и Колымскими (K_J около 0.3). Наименьшее сходство альгофлор отмечено между Ленскими степями Центрально-Якутской депрессии и сухими склоновыми степями Колымского (Колымские степи) и Яно-Оймяконского (Янские и Нерские степи) нагорий, что можно было ожидать хотя бы по специфике климатических и экологических условий этих районов.

Особенно наглядно прослеживается степень сходства альгофлор крупных подразделений. Если обратиться к флористическому районированию Северо-Восточной Азии (Юрцев, 1974), то исследованные нами степи могут быть отнесены к Бореальной флористической области и двум провинциям: Верхоянская провинция включает Янские, Индигирские и Нерские степи, а Северо-Охотская — Колымские степи. Альгофлоры почв Верхоянской и Северо-Охотской провинций имеют $K_J = 0.36$. Общность альгофлор Верхоянской и Северо-

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты общности (справа) и число общих видов водорослей (слева) в исследованных островных степях Северо-Восточной Азии

Степи	Ленские	Индигирские	Нерские	Янские	Колымские
Ленские		0.24	0.15	0.15	0.13
Индигирские	20		0.25	0.21	0.26
Нерские	25	45		0.21	0.35
Янские	9	18	33		0.17
Колымские	23	47	82	29	

Охотской провинций с альгофлорой сопредельного региона — Центрально-Якутской депрессии (Ленские степи) — составляет всего по 0.13 в каждой из сравниваемых пар. Следовательно, альгофлоры почв Верхоянской и Северо-Охотской провинций Северо-Восточной Азии Бореальной флористической области находятся между собой в более тесном генетическом родстве, чем каждая из них с альгофлорой сопредельного региона. Общих сквозных видов для всех исследованных провинций отмечено всего 7, что составляет около 3 %: из сине-зеленых *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom. f. *autumnale*, *Ph. dimorphum* Lemm., *Ph. uncinatum* (Ag.) Gom., из зеленых *Chlamydomonas oblonga* Anach., *Chlorella vulgaris* Beijer. f. *vulgaris*, *Ch. ellipsoidea* Gern., *Chlorococcum humicola* (Näg.) Rabenh.

Коэффициенты специфичности ($K_{сп}$), рассчитанные по формуле

$$K_{сп} = \frac{q \cdot 100\%}{n}$$

(где q — число специфических видов и n — общее число видов), дали некоторые представления о характере своеобразия альгофлор горных степей. Наибольшей специфичностью обладают флоры Нерских и Колымских степей, для которых $K_{сп}$ равны 35 и 39 % соответственно. В Ленских и Индигирских степях $K_{сп}$ составляет 13 и 16 % соответственно. Наименьшая специфичность отмечена для альгофлоры почв Янских степей ($K_{сп}$ =6 %).

Рассматривая некоторые черты фитоценотической организации водорослевых группировок горных степей Северо-Восточной Азии, можно отметить ряд особенностей, связанных с влиянием высших растений. Е. М. Лавренко еще в 1947 г. обращал внимание на средообразующую роль эдификаторов, которые содействуют «биогенной спецификации среды». Несколько позднее он (Лавренко, 1951) писал о так называемой эолово-фитогенной мозаичности караганниковых степей. Эта мозаичность ярко проявляется в горных степях Северо-Восточной Азии. Водоросли в исследованных степных экосистемах занимают положение альгосинузий, организация которых хорошо иллюстрирует гетерогенность среды. На открытых участках почвы, лишенных высших растений, и в таких «биогенно кондиционированных средах», какими являются условия под эдификаторными и доминантными видами растений *Artemisia santolinifolia* (Pamp.) Turcz. ex Krasch., *A. pubescens*, *Carex duriuscula*, *Festuca lenensis* и др., ведущую роль играют разные виды водорослей. Следовательно, общая картина распределения водорослей носит мозаичный характер. От светлокаштановых очень сухих нерских почв к каштановым колымским почвам и далее к темнокаштановым почвам идет смена доминантных группировок водорослей. На светлокаштановых почвах (на открытых участках) доминируют различные виды рода *Phormidium*, а под высшими растениями — ностоко-сцитонемово-диатомовый, ностоко-микроколиево-диатомовый или ностоко-формидиевый комплексы. В каштановых почвах формируется ностоко-сцитонемовый комплекс, а под высшими растениями в этих почвах в значительной мере могут примешиваться *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom. f. *vaginatus*, *Oscillatoria jenensis* G. Schmidt. В темнокаштановых почвах горных степей в доминантном комплексе значительную роль приобретают диатомовые водоросли.

Таким образом, в горных степях на фоне основных синузий водорослей, формирующихся на открытых участках почвы, под отдельными видами высших растений могут возникать группировки водорослей, несколько отличные от основной синузии. Это происходит при условии малого проективного покрытия. Такие группировки водорослей под эдификаторными растениями имеют свой доминантный комплекс видов, свой спектр жизненных форм, свою структуру. В целом эти группировки не выходят за рамки общего флористического состава, характерного для определенного типа почв, для данного фитоценоза. Они слагаются внутри консорции высшего растения и не представляют самостоятельного структурного элемента биогеоценоза. П. М. Рафес (1966, 1970) предложил группировки, слагающиеся внутри консорции и, следовательно, не представляющие самостоятельного структурного элемента биогеоценоза, называть меросинузиями (meros — часть). Водорослевые группировки прикорневых зон есть смысл называть альгомеросинузиями, так как они действительно являются частью альгосинузии, входят в состав консорции и по своей организации отличаются от основной альгосинузии, имеют обособленные местообитания, на что обращал внимание Рафес (1970).

В целом альгофлора почв горных степей северо-восточной Азии обнаруживает черты сходства с зональными альгофлорами донских (Болышев, Манучарова, 1952), северо-крымских (Зауер, 1956; Кондратьева, 1959), кустанайских (Штина, Болышев, 1963), приднепровских (Приходькова, 1969) степей и болгарских черноземов-смолниц (Драганов, 1963).

Вместе с тем в горных степях есть ряд отличительных черт. Отсутствуют напочвенные разрастания водорослей-пленкообразователей, что роднит их со степями Прибайкалья (Андреева, Сдобникова, 1975) и Предбайкалья (Судакова, 1977).

В альгосинузиях приполярных горных степей большую функциональную значимость приобретают виды рода *Schizothrix*, который входит в доминантный комплекс. Этот род Э. А. Штина и М. М. Голлербах (1976) рассматривают как очень устойчивый против холода, чем объясняется постоянное присутствие его в списках водорослей Антарктиды. Процессы криогенеза, которыми охвачены почвы горных степей, способствуют доминированию рода *Schizothrix* в приполярных степях Северо-Восточной Азии.

В северном варианте горных степей по всему генетическому ряду каштановых почв диатомовые водоросли входят в доминантный комплекс только в альгомеросинузиях.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева В. М., Сдобникова Н. В. О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья. — Нов. сист. низш. раст. Л.: Наука, 1975, т. 12, с. 81—88. — *Болышев Н. Н., Манучарова Е. А.* Видовой состав водорослей некоторых почв низовьев р. Дона. — Вестн. МГУ, биология, почвоведение, 1952, № 10, с. 99—112. — *Волковинцер В. И.* Степные криоаридные почвы. Новосибирск: Наука, 1978. 206 с. — *Зауер Л. М.* О водорослях почв степного Крыма в связи с вопросом о роли водорослей в жизни почв. — Учен. зап. ЛГУ, 1956, вып. 2, № 213, с. 279—294. — *Драганов С. И.* Изследования върху водорасловата флора на почвите в България. I. Състав и разпространение на синьозелените водорасли в чернозём-смолницата на Софийско поле. — Софийс. университет, 1962/1963, 1964, т. 57, кн. 1, с. 111—122. — *Караваев М. Н.* Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии. — Бот. журн., 1945, т. 30, № 2, с. 62—76. — *Караваев М. Н., Добрецова Л. А.* Краткий очерк растительности долины реки Неры в ее нижнем течении (бассейн Верхней Индигирки). — Бот. журн., 1964, т. 49, № 11, с. 1544—1558. — *Кондратьева Н. В.* Синьозелені водорості деяких грунтів степового Криму. — Укр. бот. журн., 1959, т. 16, № 6, с. 30—39. — *Лавренко Е. М.* Об изучении эдификаторов растительного покрова. — Сов. бот., 1947, т. 15, № 1, с. 5—16. — *Лавренко Е. М.* О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган. — В кн.: Вопросы географии. М.: Географгиз, 1951, сб. 24, с. 192—204. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 255 с. — *Приходькова Л. П.* Синезеленые водоросли почв, рисовых полей и эфемерных водоемов левобережного Нижнего Приднепровья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1969. 34 с. — *Рафес П. М.* О роли и значении растительноядных насекомых в лесном биогеоценозе. — В кн.: Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1966, с. 5—74. — *Рафес П. М.* Развитие учения о биогеоценозах. — В кн.: Очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970, с. 147—194. — *Сдобникова Н. В.* Почвенные водоросли. — В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969, с. 295—306. — *Скрябин С. З.* Степная растительность в среднем течении р. Индигирки: Автореф.

дис. . . . канд. биол. наук. Якутск, 1968. 23 с. — *Судакова Е. А.* Почвенные водоросли основных фитоценозов пахотных угодий южной части Предбайкалья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1977. 25 с. — *Толмачев А. И.* О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. — Вестн. ЛГУ, биология, 1970, вып. 3, № 15, с. 62—74. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Хохряков А. П.* Степная флора в бассейне Колымы. — В кн.: Эколого-ценотические и географические особенности растительности. М.: Наука, 1983, с. 218—231. — *Штина Э. А., Болышев Н. Н.* Сообщества водорослей в почвах сухих и пустынных степей. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 5, с. 670—679. — *Штина Э. А., Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 142 с. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.

Новосибирский государственный педагогический институт.

Получено 15 VI 1984.

УДК 581.48 : 582.693

Бот. журн., т. 71, № 4

Э. С. Терёхин

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СЕМЕНИ *ALDROVANDA VESICULOSA* (*DROSERACEAE*)

E. S. TERYOKHIN. THE DEVELOPMENT AND STRUCTURE OF THE *ALDROVANDA VESICULOSA* (*DROSERACEAE*) SEEDS

Описываются развитие и строение семени *Aldrovanda vesiculosa*, включая мегаспорогенез, развитие и строение зародышевого мешка, зародыша и эндосперма. По основным эмбриологическим признакам, в том числе по строению семязачатка, вид *A. vesiculosa* сходен с другими изученными представителями семейства росянковых и без сомнения относится к этому семейству. Однако по строению сформированного семени и зародыша альдрованда пузырчатая значительно отличается от остальных росянковых, что вызвано приспособлением к свободноплавающему образу жизни.

Aldrovanda vesiculosa L., альдрованда пузырчатая — единственное в сем. *Droseraceae* погруженное свободноплавающее растение. Особенность альдрованды пузырчатой заключается еще и в том, что она подобно видам рода *Utricularia* совершенно лишена корневой системы (нарастание апикальной части побега сопровождается постепенным отмиранием базальной части стебля). Эмбриология и развитие семени этого вида изучены слабо. В литературе имеются сведения о строении семязачатка и семени альдрованды пузырчатой (Caspary, 1862; Korzchinsky, 1886; Коржинский, 1887), которые, с одной стороны, подтверждают сходство в организации семязачатков и зародышей *Aldrovanda* и *Drosera*, а с другой — свидетельствуют о существенных различиях в строении семян этих растений. С. Коржинский (1887) довольно подробно описал строение зрелого семени и одну из стадий созревающего семени, однако его описание требует уточнений и дополнений.

Семенное размножение альдрованды пузырчатой, как и многих других водных растений, явление довольно редкое, поэтому мы воспользовались возможностью собрать (в 1975 и 1980 гг.) и обработать доступные нам материалы и опубликовать результаты исследования развития и строения семени альдрованды пузырчатой, обитающей в прибрежных лагунах оз. Луки-Перемут (окр. г. Шацка Украинской ССР).

Материал фиксировали в смеси ФУС (7 частей формалина, 5 частей ледяной уксусной кислоты и 90 частей 70 %-го этилового спирта). Обезвоживание материала производили по общепринятой цитологической методике через спирты — хлороформ с дальнейшим заключением в парафин. Полученные на ротационном микротоме срезы толщиной 8—12 мкм окрашивали генциановым фиолетовым с оранжевым «Ж» в гвоздичном масле.

Результаты исследования

Завязь альдрованды пузырчатой паракарпная, из 5 плодолистиков с париетальными субмаргинальными плацентами. На каждом плодолистике образуется по 1—2 семязачатка.

Семязачатки анатропные, крассинуцеллятные, с двумя интегументами, внутренний из которых формирует микропиле. Единственная первичная археспориальная клетка дифференцируется в субэпидермальном слое у вершины нуцеллуса, значительно увеличивается в размерах и делится периклинально с образованием кроющей клетки и клетки вторичного археспория (рис. 1, *1*).

В дальнейшем кроющая клетка и ее производные делятся антиклинально в общем ритме делений нуцеллярной ткани, образуя (вместе с эпидермой) двуслойный нуцеллярный колпачок (рис. 1, *2*). Вторичная археспориальная клетка значительно увеличивается в размерах и вступает в мейоз. К этому времени семязачаток приобретает вполне анатропное строение. В нуцеллусе резко выделяется (за счет ускоренных антиклинальных делений) эпидермальный слой (рис. 1, *3*). Внутренний интегумент вырастает за вершину нуцеллуса и начинает смыкаться над ней, формируя микропиле. Как внутренний, так и наружный интегументы — двуслойные, однако в районе формирования микропиле внутренний интегумент состоит из 3 или 4 слоев. В фуникулусе дифференцируется прокамбиальный тяж, но в целом тканевая дифференциация семязачатка еще слабо выражена.

В результате мейоза формируется Т-образная тетрада мегаспор, при этом терминальные мегаспоры сразу после своего образования начинают дегенерировать (рис. 1, *4*). Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры (рис. 1, *5*). Сформированный моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа имеет веретеновидную форму с удлиненным халазальным концом, располагается в микропилярной области нуцеллуса, непосредственно под эпидермой (рис. 1, *6*, *7*).

Ко времени созревания зародышевого мешка в семязачатке происходят значительные преобразования (рис. 1, *7*—*9*). Еще до завершения формирования зародышевого мешка в халазальной области семязачатка дифференцируется гипостаза, к которой со стороны фуникулуса подходит проводящий пучок (рис. 1, *7*, *8*). Над гипостазой образуются ряды меристемоподобных «таблитчатых» клеток, соединяющих гипостазу с прокамбиальным тяжем, проходящем в центральной части нуцеллуса до основания зародышевого мешка. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента, примыкающие к таблитчатым клеткам в халазальной зоне, значительно разрастаются и в период оплодотворения становятся физиологически активными (рис. 1, *7*), о чем свидетельствует вид цитоплазмы этих клеток, сходных с цитоплазмой клеток гаусториальных структур.

Ко времени оплодотворения в проводящем пучке семязачатка, проходящем по фуникулусу, дифференцируются сосуды. Значительные изменения происходят в микропилярной области семязачатка (рис. 1, *9*). Клетки наружной эпидермы наружного интегумента и клетки эпидермы у основания фуникулуса (с наружной стороны) заполняются темным гомогенным содержимым. Эпидерма у основания фуникулуса и эпидермальные клетки прилегающей части плаценты разрастаются в радиальном направлении и приобретают черты, свидетельствующие об их высокой физиологической активности: более густую цитоплазму (по сравнению с соседними клетками), лишенную видимых запасных веществ, крупные ядра. По-видимому, эту ткань можно рассматривать как фуникулярно-плацентарный обтуратор (Савченко, 1973). Характер клеток внутреннего интегумента, формирующих микропиле, равно как и клеток эпидермы нуцеллуса под микропиле также обнаруживает их высокую физиологическую активность. Латеральные области нуцеллуса состоят из сильно разросшихся клеток эпидермы. Таким образом, семязачаток альдрованды пузырчатой в период оплодотворения представляет собой высоко дифференцированный орган.

Интересно отметить, что внутренняя эпидерма внутреннего интегумента формирует вокруг нуцеллуса типичный интегументальный тапетум (рис. 1, *10*), отделенный от нуцеллуса слоем кутикулы. Для описываемого типа семязачатка

эта структура не характерна, поскольку интегументальный тапетум формируется в семязачатках с тенуинуцеллятным быстро разрушающимся нуцеллусом (например, у заразиховых и др.). Ко времени оплодотворения и особенно после него большинство тканей семязачатка альдрованды пузырчатой заполняется крахмалом.

Полярные ядра в центральной клетке зародышевого мешка альдрованды пузырчатой сливаются до оплодотворения. Оплодотворение двойное. Антиподы эфемерны и вскоре после оплодотворения разрушаются.

Собранный материал не позволил нам подробно проследить ход развития эндосперма и эмбриогенез. Удалось установить, что эндосперм альдрованды пузырчатой развивается по ядерному типу (рис. 1, *11*), причем его ядерная стадия относительно короткая. На стадии глобулярного проэмбрио уже не наблюдается четкого распределения клеток по «этажам», что вполне естественно, учитывая глубокую редукцию базальной области зародыша.

Зрелое семя альдрованды пузырчатой на продольном медианном срезе выглядит широкоовальным, почти сферическим образованием с выступающей микропилярной зоной и небольшим бугорком на халазальном конце (рис. 2, *1*). Бóльшую часть полости семени занимает эндосперм, зародыш расположен в микропилярной части семени, занимая около четверти или трети его внутреннего объема. Эндосперм состоит из гомогенной ткани, сформированной относительно мелкими полигональными, изодиаметрическими клетками с неутолщенными оболочками. Клетки эндосперма в основном заполнены мелкими гранулами крахмала.

Зародыш в зрелом семени альдрованды пузырчатой состоит из массивной базальной части, лишенной каких-либо признаков организации гипокотиля и зародышевого корня (рис. 2, *1*, *3*). Семядоли массивные, значительно расширяющиеся от основания, с уплощенными, примыкающими к эндосперму вершинами. Почечка хорошо дифференцирована. В ее строении можно выделить апекс побега и 1—2 мутовки зачатков листьев (рис. 2, *1*).

В формировании семенной кожуры большее участие принимает наружный интегумент, тогда как в формировании крышечки и эндотелиального слоя — внутренний интегумент (рис. 2, *2*).

Почти на всем протяжении поверхности семени альдрованды пузырчатой семенная кожура представлена двумя слоями столбчатых клеток и подстилающего их гомогенного эндотелиального слоя, отделенного от эндосперма кутикулой (рис. 2, *1*). В процессе созревания семени наружная стенка клеток внешнего слоя семенной кожуры (образованного наружной эпидермой наружного интегумента) приобретает значительные вторичные утолщения, химическая природа которых не изучена. На радиальных стенках клеток этого слоя образуются спиральные утолщения (рис. 2, *2*). Их мощность уменьшается по мере удаления от поверхности семени. У клеток субэпидермального слоя (внутренней эпидермы наружного интегумента) вторичные утолщения менее развиты и имеют, вероятно, иную химическую природу. Радиальные стенки клеток этого слоя пронизаны множеством мелких щелевидных пор.

Под субэпидермальным слоем прослеживается широкий гомогенный слой эндотелия, образованный из остатков облитерированных клеток внутреннего интегумента. Происхождение этого слоя хорошо видно на рисунке микропилярной зоны зрелого семени (рис. 2, *3*). Между подстилающей эндотелий кутикулой и эндоспермом там же (в микропилярной зоне семени) можно обнаружить остатки клеток эпидермы нуцеллуса.

В халазальной области семени, между эпидермальным и субэпидермальным слоями семенной кожуры, можно видеть след проводящего пучка.

Особенный интерес в строении семенной кожуры альдрованды пузырчатой вызывает формирование «крышечки», образованной обоими интегументами в зоне микропиле (рис. 2, *3*).

Как показал в эксперименте Коржинский (1887), эта крышечка является специализированным образованием, способствующим прорастанию зародыша. Сходные образования имеются в семенах и у некоторых других водных, главным образом однодольных растений (например, у рода *Zostera*). Характер клеток и клеточных слоев в целом в области крышечки резко отличается от таковых

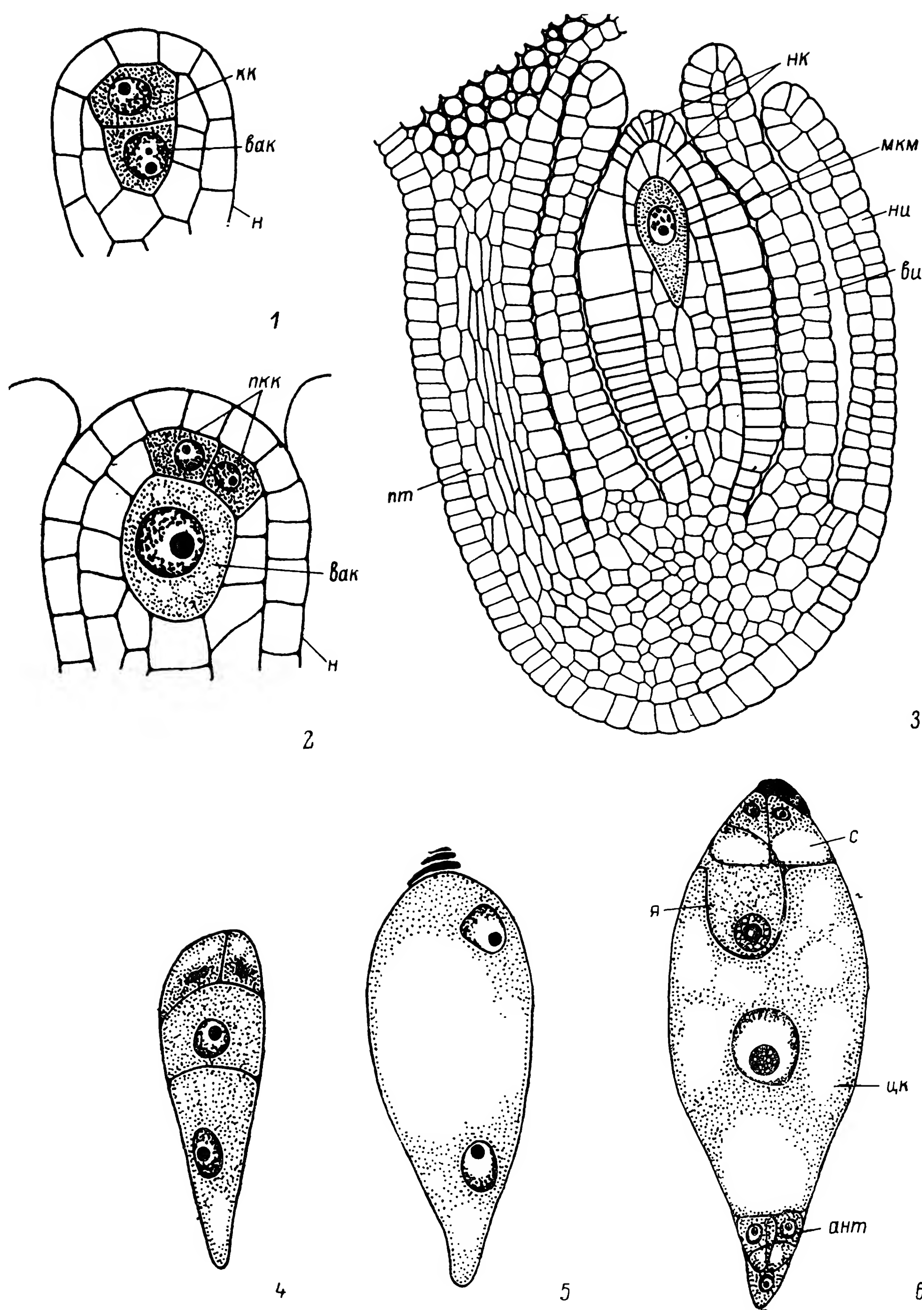


Рис. 1. Мегаспорогенез, развитие и строение семязачатка *Aldrovanda vesiculosa*.

1 — отделение первичным археспорием кроющей клетки; *2* — первое деление кроющей клетки; *3* — продольный срез семязачатка во время мейоза материнской клетки мегаспор; *4* — тетрада мегаспор; *5* — двуядерный зародышевый мешок; *6* — зрелый зародышевый мешок; *7* — семязачаток в период двойного оплодотворения (продольный срез); *8* — халазальная зона семязачатка перед оплодотворением (продольный срез); *9* — микропилярная зона семязачатка перед оплодотворением (продольный срез); *10* — поперечный срез семязачатка (в районе ядра центральной клетки) перед оплодотворением; *11* — деление первичного ядра эндосперма (на продольном срезе зародышевого мешка). *кк* — кроющая клетка, *вак* — вторичная археспориальная клетка, *н* — нуцеллус, *пкк* — производные кроющей клетки, *мкм* — материнская клетка мегаспор, *ни* — наружный интегумент, *ви* — внутренний интегумент, *пт* — проваскулярный тяж, *нк* — нуцеллярный колпачок, *я* — яйцеклетка, *с* — синергида, *цк* — центральная клетка зародышевого мешка, *ант* — антиподы, *зарм* — зародышевый мешок, *птн* — проваскулярный тяж в нуцеллусе, *прп* — проводящий пучок в фуникулусе, *г* — гипостаза, *зм* — зона меристемы, *акви* — активные клетки внутреннего интегумента, *о* — обтуратор, *энт* — эндотелий, *энд* — эндосперм.

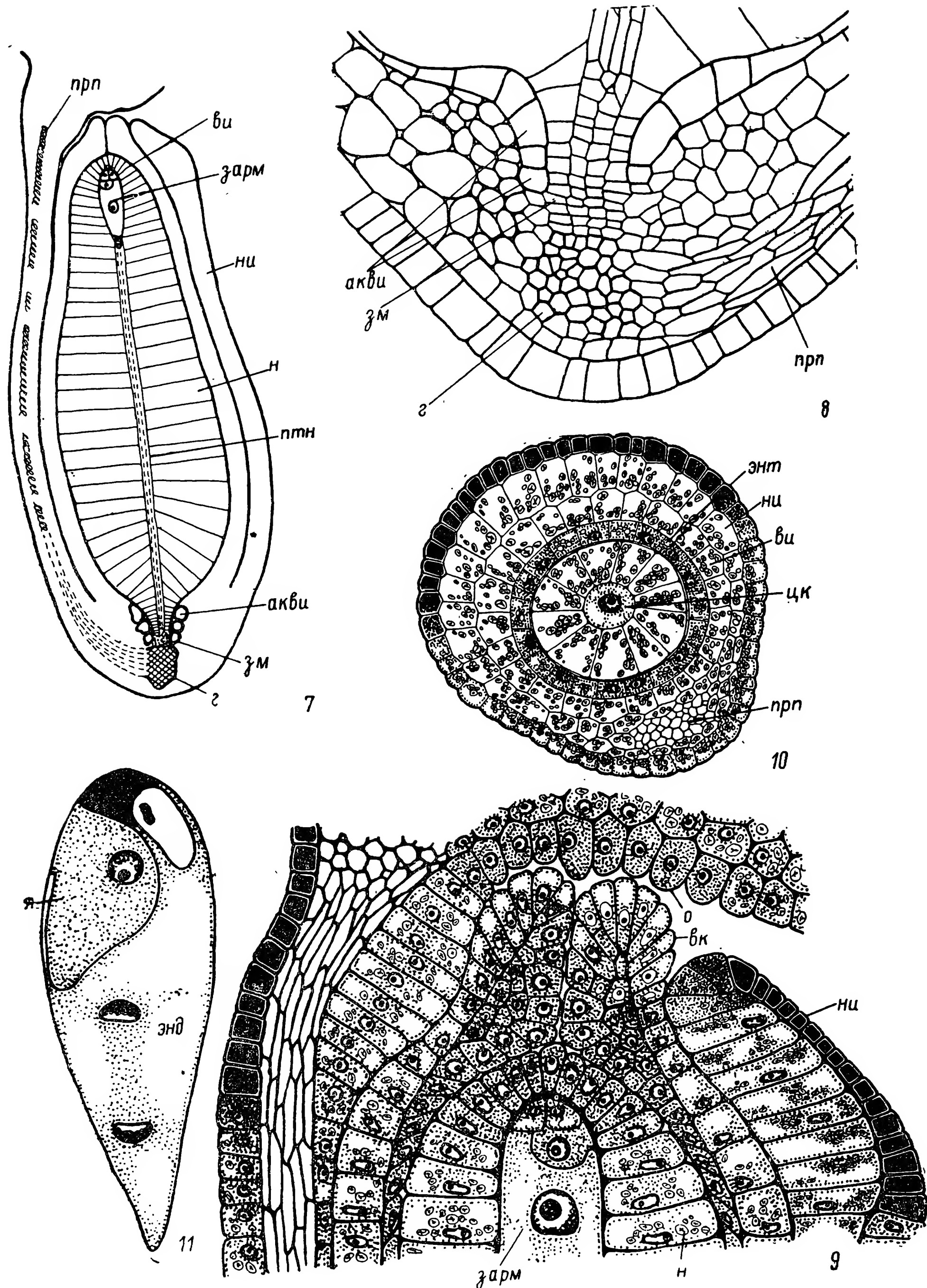


Рис. 1 (*продолжение*).

в остальных частях семени (рис. 2, *3*). Спиральные утолщения оболочек здесь приобретают клетки соприкасающихся слоев внутренней эпидермы наружного интегумента и наружной эпидермы внутреннего интегумента, разрастающиеся в радиальном направлении. Напротив, клетки наружной эпидермы наружного интегумента на определенном участке крышечки сохраняют черты, приобретенные ими еще в период оплодотворения — они заполнены темным гомогенным содержимым. Похожи на них и клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента, постепенно преобразующиеся вдоль семени в гомогенный эндо-

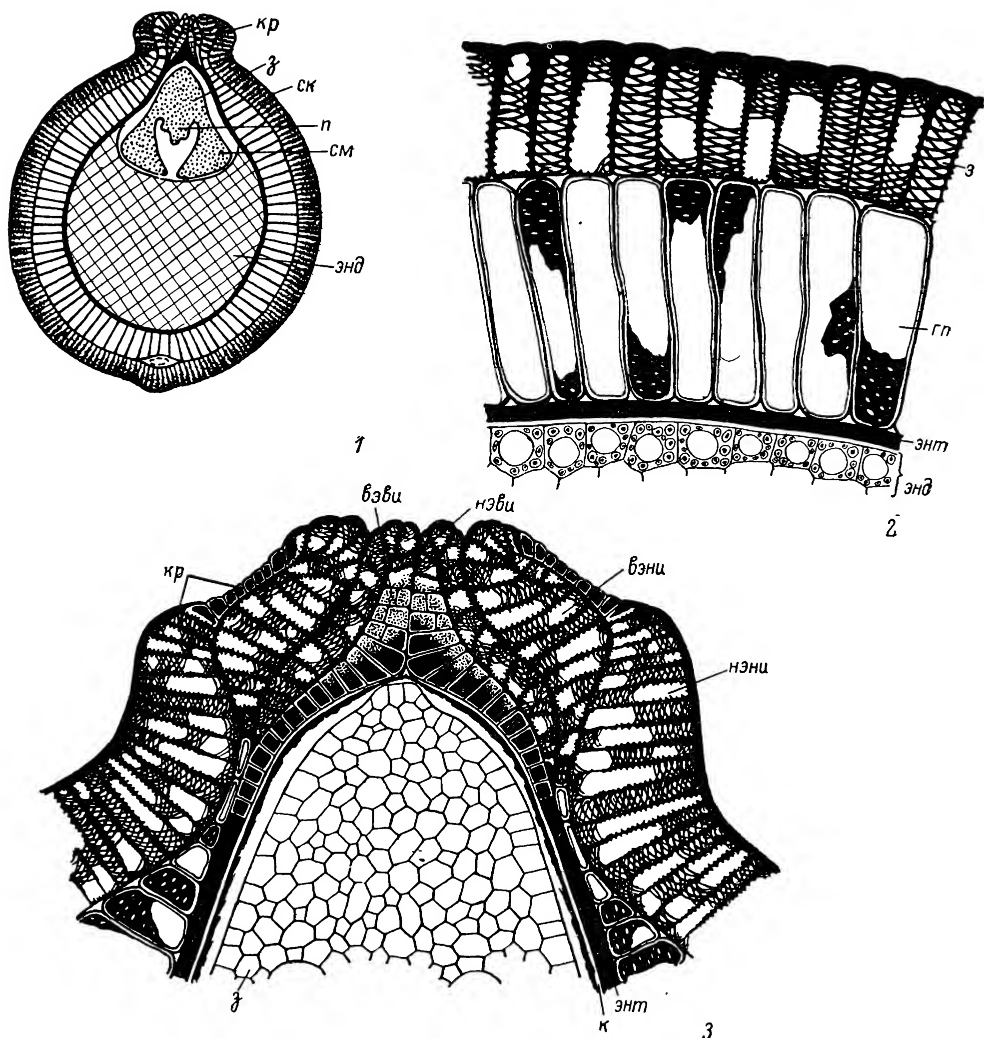


Рис. 2. Строение семени *Aldrovanda vesiculosa.*

1 — продольный срез зрелого семени, *2* — фрагмент продольного среза семенной кожуры, *3* — продольный срез микропилярной зоны зрелого семени. *з* — зародыш, *см* — семядоля, *п* — почечка, *ск* — семенная кожура, *кр* — крышечка, *энд* — эндосперм, *э* — эпидерма, *гп* — гиподерма, *энт* — эндотелий, *к* — кутикула, *нэни* — наружная эпидерма наружного интегумента, *вэни* — внутренняя эпидерма наружного интегумента, *нэви* — наружная эпидерма внутреннего интегумента, *вэви* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента.

телиальный слой. В переходной зоне находится кольцо специфических уплощенных клеток внутренней эпидермы наружного интегумента. Лишенные содержимого они, вероятно, способствуют отделению крышечки при прорастании.

Обсуждение результатов

По основным эмбриологическим признакам, а также по строению семязачатка в период оплодотворения, как показывают литературные данные (Коржинский, 1887; Терёхин, 1983) и результаты настоящего исследования, альдрованда пузырчатая весьма сходна с другими изученными представителями сем. *Droseraceae* : *Dionea* (Smith, 1929) и *Drosera* (Patankar, 1956, и др.).

Однако в строении сформированного зародыша, семенной кожуры и семени в целом между *Aldrovanda vesiculosa* и остальными представителями семейства наблюдаются существенные различия. По мнению Коржинского (1887), вполне нами разделяемому, отличие альдрованды пузырчатой от других росянковых обусловлено переходом ее к водному образу жизни (добавим — свободноплавающему), тогда как черты сходства — свидетельство общности происхождения.

Следует отметить, что R. Caspary (1862) и Коржинский (1887) правильно описали основной план строения семязачатка и семени *A. vesiculosa*, однако в отношении некоторых существенных признаков их описания не подтверждаются настоящим исследованием. Так, например, в статье 1886 г. Коржинский (Korzchinsky, 1886) утверждал, что между эпидермальным и субэпидермальным слоями клеток семенной кожуры альдрованды пузырчатой располагается дополнительный слой клеток. Позднее он признал отсутствие этого дополнительного слоя, но продолжал утверждать, что здесь существует особая пластинка (Коржинский, 1887), которая в нашем исследовании также не обнаружена. Как и Caspary (1862), Коржинский не отметил образования сосудов в проводящем пучке фуникулуса, а также не совсем правильно описал зародыш (особенно его базальную область и почечку). По мнению Коржинского (1887), у зародыша в семени альдрованды пузырчатой имеется гипокотиль с зачатком зародышевого корня, который прекращает функционировать у проростка. По нашим наблюдениям, структуры гипокотиля и зародышевого корня у зародыша *A. vesiculosa* полностью редуцированы. Есть различия и в описании строения крышечки и некоторых других признаков.

Эмбриология *A. vesiculosa* фактически не была изучена до настоящего времени. Caspary (1862) правильно описал строение стенки зрелого микроспорангия (см.: Терёхин, 1983), однако его описание зрелого зародышевого мешка нельзя признать удачным. Так, он обнаружил в микропилярной области зародышевого мешка лишь две «зародышевые» клетки, а в халазальной области — только одну «антиподальную» клетку, к тому же лишенную оболочки. Однако, как показывает наше исследование, все изученные эмбриологические структуры, в том числе и зародышевый мешок *A. vesiculosa*, имеют строение, свойственное остальным представителям семейства росянковых.

Альдрованда пузырчатая вне сомнения относится к семейству росянковых, но именно на ее примере (и примерах подобного же рода) можно не только еще раз убедиться в конкретном приспособительном значении эволюционных преобразований, но и детально исследовать закономерности формирования приобретаемых адаптаций. Альдрованда пузырчатая — один из четких эволюционных экспериментов, поставленных самой природой.

ЛИТЕРАТУРА

Коржинский С. И. Материалы к географии, морфологии и биологии *Aldrovanda vesiculosa*: Тр. Об-ва естествоисп. Казан. ун-та, 1887, т. 17, вып. 1, с. 1—98. — *Савченко М. И.* Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1973. 110 с. — *Терёхин Э. С.* Эмбриология *Aldrovanda vesiculosa* L. в связи с проблемой адаптации к водной среде. — В кн.: Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза (Материалы VIII Всес. совещ. по эмбриологии растений). Ташкент, 1983, с. 11—12. — *Caspary R. Aldrovanda vesiculosa*. — Bot. Zeit., 1862, N 25, S. 195—197; N 26, S. 201—206. — *Korzchinsky S. J.* Ueber die Samen der *Aldrovanda vesiculosa* L. — Bot. Centralbl., 1886, Bd 27, N 11, S. 302—304; N 12, S. 334—335. — *Patankar T. B. V.* Further contribution to the embryology of *Drosera burmannii* Vahl. — Proc. Ind. Ac. Sci., ser. B, 1956, vol. 43, N 3, p. 161—171. — *Smith C. M.* Development of *Dionea muscipula*. I. Flowers and seeds. — Bot. Gaz., 1929, v. 87, N 4, p. 507—530.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 9 VIII 1984.

УДК 577.95 : 582.912.42 Бот. журн., т. 71, № 4

М. Т. Мазуренко

ОНТОГЕНЕЗ *MENZIESIA PENTANDRA* (*ERICACEAE*)

M. T. MASURENKO. THE ONTOGENY OF *MENZIESIA PENTANDRA* (*ERICACEAE*)

Menziesia pentandra на южных Курильских островах имеет жизненную форму лесного аэроксильного кустарника с элементами древесной жизненной формы. В онтогенезе этого вида насчитывается 6 фаз, в течение которых последовательно формируется канделябровидная, конусовидная и расширенная крона. Стволики и ветви кроны образуются перевершиниванием усиленных побегов ветвления. Описываются две формы, выросшие на опушке и в затенении под лесным пологом.

Онтогенетический метод исследования жизненных форм дает возможность наиболее полно выяснить поведение растения в природной обстановке, получить материал для сравнения с близкородственными видами и обосновать возможные пути соматической эволюции данного таксона.

Menziesia pentandra Maxim. менцизия пятитычинковая относится к олиготипному роду, насчитывающему 7 видов, распространенных в субтропических лесах Восточной Азии и Северной Америки. Вероятно, в тургайских третичных лесах род имел единый азиатско-американский ареал, в эпохи оледенений прерванный на севере. Только близкие виды — *M. pentandra* в Азии и *M. ferruginea* Smith. в Америке — выходят северными границами своих ареалов за пределы субтропических лесов (Ohwi, 1965; Hultén, 1968). Ареал *M. pentandra* островной, занимает Японские острова, южные Курильские острова, юг о. Сахалин (Sugavara, 1940; Ворошилов, 1966; Воробьев, 1968).

Онтогенез этого вида мы изучали на юге о. Кунашир (южные Курильские острова). *M. pentandra* растет здесь в поясе хвойно-широколиственных лесов, предпочитая опушки, но встречается также и под лесным, не очень сомкнутым пологом.

При описании морфологии и периодизации онтогенеза мы пользуемся терминологией и методикой, разработанными нами ранее для кустарников и кустарничков (Мазуренко, Хохряков, 1977; Мазуренко, 1980, 1982) с некоторыми уточнениями, обусловленными особенностями биоморфы менцизии, о которых говорится ниже.

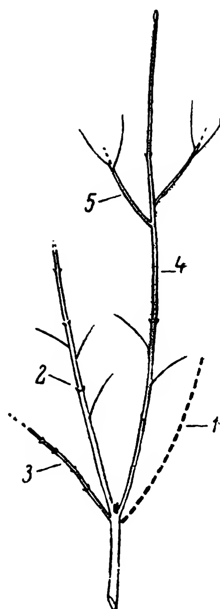
По мере развития первичного побега (ПП) в результате как моно-, так и симподиального ветвления из пазушных почек возникают побеги ветвления (ПВ); они обычно появляются мутовками по 3—5 (рис. 1). ПВ одной мутовки, возникающие при акросимподиальном ветвлении, неравноценны и могут быть подразделены на 4 типа: 1 — эфемерные ПВ, обычно крупные, живущие всего 1—2 года; 2 — ПВ нормального типа, живущие 2—5 лет. Вначале они дают значительные (4—10 см) приросты, которые затем убывают. По окончании роста они могут, как и эфемерные ПВ, отмирать целиком или их нижние части входят в систему скелетных осей; 3 — слабые ПВ, всегда с небольшими (0.5—1 см) приростами. Они долго нарастают, почти не ветвясь, а затем чаще всего полностью отмирают; 4 — усиленные ПВ, начинающие свое развитие как ПВ нормального типа; по мере роста приросты их с годами не уменьшаются, а увеличиваются, как это имеет место и у побегов формирования (ПФ). Усиленные ПВ развиваются преимущественно в начале онтогенеза. При их участии формируются основные скелетные оси — стволики. У *M. pentandra* имеются и типичные ПФ, вырастающие из спящих почек; они, так же как и ПВ 4-го типа, всегда усиленные. Из спящих почек довольно нерегулярно возникают побеги дополнения (ПД), морфологически во всем сходные с ПВ первых трех типов. Все типы побегов образуют системы — СПП, СПВ, СПФ и СПД.

Онтогенез растений мы подразделяем на фазы и периоды, руководствуясь морфологическими перестройками, приводящими к качественным изменениям в строении тела растения.

Форма кустов *M. pentandra* зависит от типа местообитания. На опушках лесов растения в среднем достигают 1.5, максимально — 2 м. Форма кроны у них

Рис. 1. Типы побегов ветвления (ПВ) *Menziesia pentandra*.

1 — эфемерный ПВ; *2* — ПВ нормального типа; *3* — слабый, долгонарастающий ПВ; *4* — ПВ усиленного роста; *5* — боковой ПВ.



округлая и более компактная по сравнению с таковой у растений, произрастающих под лесным пологом, где они больше походят на карликовые (60—80 см) деревца. На мягкой лесной подстилке семена легко прорастают рядом со взрослыми растениями. Онтогенез опушечной формы может быть подразделен на 6 фаз: 1 — одноосных растений, в течение которой развивается ПП. В начале фазы растения имеют розетковидный облик, а в конце — к 3—5 году — форму небольшого прутика; 2 — канделябровидная — начинается ветвление ПП, рост побегов усиливается (5—10 лет); 3 — жердняковая — растения становятся деревцевидными, с быстро перемещающейся вверх кроной (10—15 лет); 4 — деревцевидная с конусовидной кроной. Развитие боковых ветвей, сменяющих друг друга, приобретает циклический характер (15—30 лет); 5 — деревцевидная с округлой, все более расширяющейся кроной (30—70, максимально до 100 лет); 6 — деревцевидная с разрушающейся в результате сильного отмирания ветвей кроной. Несмотря на усиливающееся появление систем побегов формирования (СПФ) и побегов дополнения (СПД), растение в конце концов полностью отмирает (70—100, максимально — 120 лет).

В зависимости от преобладающих морфологических процессов онтогенез *M. pentandra* может быть подразделен на три периода: первый — роста, второй — стабилизации, третий — старения. В первом периоде, который включает 1—4 фазы онтогенеза, формируются ствол и крона, а к концу периода растение достигает максимально возможной для него в данных условиях существования высоты. Второй период характеризуется в основном равновесием между процессами роста и отмирания. В это время происходит формирование расширенной кроны, достигаются наибольшие в данных условиях биомасса и интенсивность плодоношения. Период этот начинается с возникновением кроны, но наибольшего выражения достигает в фазе 5. В это время растение занимает максимальный объем пространства как в воздушной, так и в почвенной средах. Кульминацию этого периода характеризует «идеальное воплощение беспрепятственного хода жизненных процессов» (Irmscher, 1922, цит. по: Серебряков, 1962 : 240). Третий период — это процесс постепенного отмирания побегов и их систем, приводящий к смерти всего растения. Начинается этот период в конце фазы 5 и заканчивается в фазе 6.

П е р в а я ф а з а. Семена *M. pentandra* прорастают чаще всего на песчаных отмелях лесных ручьев. Вначале развертываются 2 округлые (2—3 мм) семядоли, а над ними — 2—3 настоящих листа, сближенные друг с другом. Листья длиной 3—4 мм, продолговато-овальные, несколько вытянутые к основанию, редкореснитчатые. ПП ярко-зеленый, покрыт реснитчатыми волосками, в конце вегетации изгибается в основании, приближая листья к почве. Главный корень не более 1 см, ветвится до 3-го порядка. По мере раскрывания листьев семядоли засыхают, но часто не отваливаются.

На 2—3-й годы жизни первичная розетка вытягивается. Ежегодно на очередном приросте (1—1.5 см) развертываются 3—4 листа, рассредоточенных по всей протяженности побега. Листья увеличиваются до 0.6×0.5 см, отгибаются в стороны. Почки в их пазухах едва просматриваются простым глазом. Терминальная почка — более крупная, до 3 мм, конусовидная, с густоопушенными чешуями (см. таблицу). К концу вегетации она заключает в себе вполне сформированный зачаток побега будущего года.

На 3—4-й годы растения увеличиваются до 8 см, но над лесной подстилкой оказывается только их верхняя часть (1 см) и поэтому они сохраняют розетковидную форму. На отмелях ручьев проростки имеют вид прутиков, изогнутых в основании, нижняя часть которых погребена под наносным грунтом на 2—3 см.

Некоторые морфологические параметры *Menziesia pentandra*

Фаза онтогенеза	Высота растения, см	Годичный прирост, см	Число листьев на приросте	Размер листьев, см
1	3—8	0.2—0.4	2—3	0.3×0.4
2	8—12	1—2	4—5	1.5×0.6
3	20—30	1—10	4—8	5.0×2.0
4	60—80	10—20 (30)	5—10	6.5×2.0
5	120—150 (200)	5—10	4—8	4.5×2.0
6	120—150 (200)	1—3	3—5	2.5×1.5

Вторая фаза. На 3—5-й годы, по мере нарастания ПП, на прошлогоднем приросте по одному начинают появляться ПВ. Чаще всего они укороченные, эфемерные (рис. 2, *А*, а) или нарастают в течение 2—3 лет косо вверх. После первого укороченного прироста второй может быть до 1 см. Размеры и число листьев зависят от длины побега. Иногда ПВ усиливается и догоняет в росте ПП (рис. 2, *А*, б). В этом случае две равноценные оси нарастáют вверх. В других случаях ПВ обгоняет в росте ПП. В то же время основание растения вплоть до места отхождения первого ПВ может ложиться на грунт и тогда обе оси отходят от уровня поверхности почвы. Рядом с кустовидными произрастают и более высокие растения, одноосные деревцевидные, не полегающие основаниями.

Симподиальное ветвление возможно уже на 2—3-й годы жизни, но чаще только на 4—6-м году верхушка ПП или его верхняя половина (последние 1—3 прироста) отмирают. ПВ под отмершей верхушкой продолжают развитие системы первичного побега. Растения становятся канделябровидными (рис. 2, *Б*).

На самых сильных годичных приростах насчитываются 4—5 листьев, расположенных равномерно (1.5×0.6 см). На небольших слабых приростах 3—4 мелких листа собраны у верхушки.

Через 2—3 года может произойти новое перевершинивание. Если ПП и ПВ развиваются как равноценные, то после отмирания их верхушек ветвление продолжается акросимподиально. Один из двух побегов может отмереть, тогда как другой усиливается и продолжает ветвиться как моноподиально, так и симподиально. ПВ начинают ветвиться, и ветвление иногда доходит до 3-го порядка. ПП к этому времени становится скелетной осью — стволиком. В месте изгиба стволик утолщается до 2 мм, в его средней или верхней частях возможно появление побегов формирования 5—8 см длиной, которые несут до 8 листьев. Некоторые из них отмирают однолетними, другие ветвятся до 3-го порядка. В редких случаях СПФ усиливается, перехватывает инициативу, быстро обгоняет в росте слабеющую и отмирающую СПП. Высота растений к концу фазы достигает 8—10 (12) см, с каждым годом быстро увеличиваясь.

Третья фаза. Начало фазы определяется тем, что растение приобретает вид небольшого деревца, независимо от того, развивается СПП или она замещается СПФ (рис. 2, *В*). ПВ нормального типа, преимущественно дициклические, приросты равны 3—5 см, заканчивая рост, акросимподиально ветвятся. Их сменяют ПВ 2-го порядка, из которых 2—3, виловидно расходящихся, образуют подобие кроны. Из них один или два наиболее сильных повторяют цикл материнского, а слабые (обычно их большинство) или отмирают в первый же год, или продолжают нарастать до 5 лет, сохраняя при этом минимальные приросты. Возобновление преимущественно симподиальное, однако наиболее крупные ПВ изредка ветвятся моноподиально. Через 2—3 года одна более крупная СПВ усиливается, а другие отстают в росте и отмирают, крона быстро перемещается вверх. Таким образом ствол оказывается составленным блоками усиленных ПВ, только в его основании могут находиться части ПП или ПФ. В основании он утолщается до 10 мм, у почвы до высоты 2—3 см зарастает зелеными мхами, засыпается опадом и укореняется. Придаточные корни (до 4 см) простираются горизонтально в моховом ковре и, возможно, выполняют якорные функции. Высота стволика достигает 30 см. Над ним на высоте 30—40 см располагается крона, расширяющаяся до 20—30 см. В верхней его части может появиться ПФ. Он выносит новые, еще более крупные побеги над старой кроной и формирует собственную крону. Ветвление более сильной СПФ ведет к ослаблению

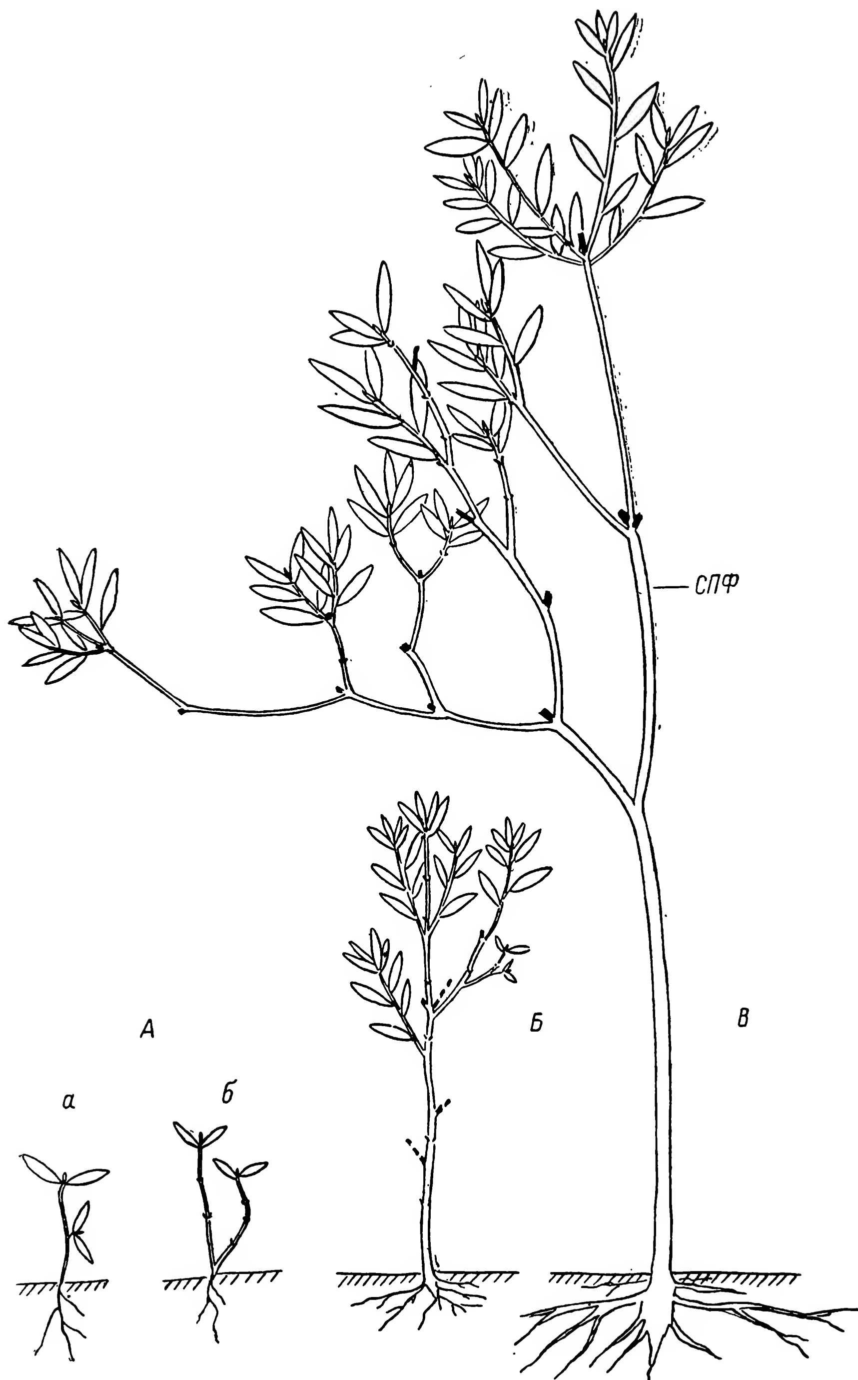


Рис. 2. Вторая и третья фазы онтогенеза *Menziesia pentandra.*

А — начало второй фазы: *а* — моноподиальное ветвление СПП; *б* — кущение, усиление роста ПФ; *Б* — растение в конце второй фазы — канделябровидная форма роста; *В* — третья фаза онтогенеза, усиление роста молодой СПФ.

нижнего яруса ветвей, которые вскоре отмирают. Некоторое время боковой пенек указывает на место, где произошло перевершинивание, затем он отпадает и уже ничто не напоминает о том, что ствол — симподий, состоящий из блоков ПП, ПВ и ПФ. Куст менцизии не имеет этажного строения, которое свойственно многим геоксильным кустарникам (Лучник, 1960; Мазуренко, Хохряков, 1977), хотя и здесь одна СПФ сменяется другой. Смена ярусов ветвей возможна до

6 раз. Функцию перевершинивания и усиления роста могут нести как усиленные ПВ, так и ПФ.

В основании стволика, погребенного в мох, изредка появляются прутьевидные ПФ, отмирающие одно- или двулетними, но чаще спящие почки на погребенной части стволика хотя и увеличиваются, но не развертываются в побеги. Это явление свойственно и другим видам вересковых, как деревьям — *Rhododendron fauriei* (Мазуренко, 1980а), так и кустарникам — *Chamaedaphne calyculata* (Сенянинова-Корчагина, 1956; Мазуренко, 1982).

Верхушечные почки ПВ становятся цветочными. Зачатки соцветия формируются с осени. В мае следующего года цветочная почка раскрывается одновременно с развертыванием листьев. В соцветии 2—5 колокольчатых цветков на поникающих цветоножках (2.5 см), венчик окрашен в карминно-красный и желтый цвета. Семена созревают в августе. Сухие коробочки (2—3 мм) рассеивают семена в течение всей зимы. Под соцветием почки раскрываются и дают мутовку ПВ очередной генерации.

Четвертая фаза. К 15—20 годам высота растение достигает 50—60 см. Продолжаются рост стволика и формирование кроны, которая год от года становится все более компактной. Усиленные ПВ достигают наибольших размеров (до 20 см), ПФ — 30 см, они преимущественно дициклические, генеративные. В начале развития все побеги в мутовке бывают равноценными (рис. 3, *А*), затем один или два становятся лидирующими, тогда как остальные вскоре отмирают или нарастают до 5 лет, производя укороченные приросты. Остающиеся в живых побеги отгибаются горизонтально в стороны и также заканчивают цикл образованием терминального соцветия, после чего ветвятся до 3—5-го порядков и затем вся СПВ, напоминающая боковую ветвь дерева, отмирает. Одновременно с этим выше в кроне таким же образом идет развитие следующих ярусов из мутовок замещающих ПВ, которые этажно располагаются друг над другом.

Высота стволика продолжает увеличиваться. Крона становится конусовидной. Ветвление более сильных скелетных ПВ в кроне может идти до 4—5-го порядков, но приросты их уменьшаются вплоть до розеточных (длиной 0.5 см). Боковые горизонтальные ответвления обеспечивают листовую мозаику. Вся ветвь отгибается в сторону и на сгибе из спящей почки вырастает новый ПФ, повторяющий развитие материнского. Он перехватывает инициативу, а материнская система побегов, как и предыдущая, деградирует и отмирает, оголяя нижнюю часть стволика. Таким путем в кроне продолжаются перевершинивание и смена предыдущей СПВ или СПФ последующей.

В кроне могут насчитываться 4—5 ярусов, образованных боковыми ветвями. Жизнь ветви длится не более 10—15 лет. Обращаем внимание на то, что в начале развития крупные замещающие побеги выносят крону в более высокие и светлые лесные ярусы, а затем по мере отгибания ветвей в стороны и мельчания их побегов происходят образование наибольшей листовой поверхности и наиболее обильное плодоношение. Развитие ветви приобретает циклический характер. В отличие от боковых ветвей деревьев, например *Rhododendron fauriei* (Мазуренко, 1980а, б), у которых ПВ, формирующие ветви, с самого начала растут горизонтально, у *Menziesia pentandra* в начале роста они ортотропные. Цикл развития первых ветвей кроны заканчивается уже в следующей фазе.

По мере формирования кроны начинают лидировать два скелетообразующих ПВ, крона обычно раздваивается. Бывает, однако, что один ПВ ослабевает и становится боковой ветвью, а второй, наоборот, усиливается и создает следующий блок ствола.

На стволе и в кроне много побегов дополнения. Подобно боковым, более слабым ПВ они бывают эфемерными, реже ветвятся до 2—3-го порядков и затем отмирают. Приросты ПД колеблются в пределах 0.5—3 см. Так же ведут себя небольшие СПВ внутри кроны, возникающие в результате моноподиального ветвления.

Пятая фаза. К 20—30 годам растение достигает максимальной для данных условий высоты — 120—150 см. Высота стволиков увеличивается до 30—50 см. Крона занимает наибольшую площадь (диаметр до 1—1.5 м), насчитывая до 6 ярусов боковых ветвей. Развитие боковых ветвей, расширение кроны,

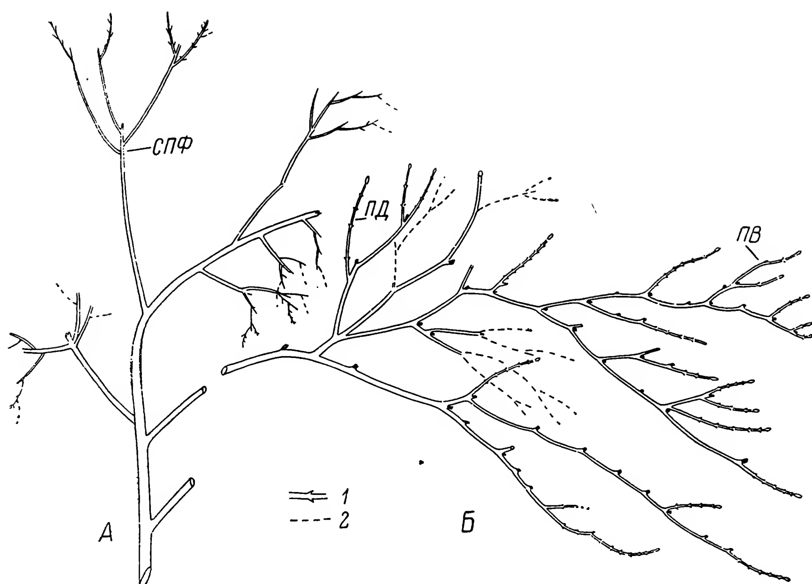


Рис. 3. Четвертая и пятая фазы онтогенеза.

А — верхняя часть кроны в четвертой фазе онтогенеза, *Б* — ветвь в пятой фазе онтогенеза (*1* — границы годичных приростов, *2* — отмершие части растения).

интенсивное плодоношение — основные биологические процессы в этой фазе. Цикл развития ветви взрослого растения, как и в предыдущей фазе, начинается с появления ПВ или ПФ, но их размеры не превышают 10 см. Побег 1-го порядка дициклический, генеративный. На второй год он замещается мутовкой из 2—4 равноценных ПВ, большинство из которых также генеративные. Но среди них могут быть и эфемерные и долгонарастающие (до 7 лет), не образующие соцветий. После отмирания слабого ПВ его замещают 1—2 дочерних, таких же слабых ПВ. Ветвь расширяется и вытягивается за счет многочисленных мелких побегов (рис. 3, *Б*). Начиная с 3—4-го порядков генеративных побегов становится все меньше, ПВ начинают возникать не мутовками, а по одному, реже — по два, чаще всего они укороченные. Из-за резкого сокращения приростов длина ветви увеличивается все медленнее, концы ее часто повисают. Побегов 3—4-го порядков образуется более 10, побегов последующих порядков — более 100. Наиболее крупная ветвь может насчитывать от основания до верхушки до 12 последовательных перевершиниваний. У ветвей взрослых растений ветвление преимущественно симподиальное в отличие от более молодых, у которых побеги ветвятся как моноподиально, так и симподиально.

ПД преимущественно укороченные, возникают по всей протяженности ветви, особенно часто — на ее концах. В основании ветви ПД могут быть крупными, но не усиленными, подобно ПФ. Появление ПД не носит регулярного характера. Обычно СПД заполняют внутреннее пространство в кроне. Если же ПД возникают на периферии кроны, то чаще всего бывают крупными, дают соцветия и не отличаются от ПВ нормального типа.

Длительность жизни ветви растягивается до 30 лет, после чего она отмирает, оголяя ствол. В то же время ветви кроны, расположенные в верхних ярусах, косо вверх направленные, продолжают развитие, заканчивая цикл в следующей фазе.

Шестая фаза. К 70—80 годам ветви нижних ярусов кроны полностью отмирают, высота оголенного ствола увеличивается до 80 см. В начале фазы обильное плодоношение продолжается в верхних, косо вверх направленных ветвях кроны. С годами плодоношение ослабевает, число укороченных долгонарастающих эфемерных побегов увеличивается. Ослабление кроны вызывается прежде всего конкурентными отношениями между побегами, их затенением, загущением. После отмирания слабых побегов в образовавшихся просветах но-

вые СПФ и СПД заполняют освободившееся пространство между ветвями. С годами пробелы, пустоты увеличиваются. Начинают возникать недолговечные СПД, как правило, из укороченных побегов без соцветий. Скелетные оси оголяются. Крона теряет компактность, все сильнее изреживается. На скелетных осях начинают появляться СПФ, но все меньших размеров. Цикл их длится не более 30 лет, причем, уже начиная с 3-го порядка ветвления, преобладают розеточные долгонарастающие или эфемерные побеги. По окончании цикла вся СПФ полностью отмирает. Появляются новые СПФ, но цикл их развития короче. В то же время в кроне интенсифицируется появление СПД с укороченными, но долгонарастающими побегами, не имеющими соцветий. Чаще всего СПД появляются пучками, особенно в основании скелетных осей. Ветви кроны продолжают оголяться, лишь на их концах укороченные с мелкими листьями приросты могут вегетировать, затем крона отмирает полностью, но в основании ствола некоторое время отрастают однолетние ПФ. Вскоре онтогенез заканчивается.

Под лесным пологом, т. е. в условиях большего, чем на опушках, затенения в онтогенезе менцизии пятитычинковой можно выделить также 6 фаз: 1 — развитие ПП (1—7 лет); 2 — начало ветвления ПП, кущение (7—20 лет); 3 — образование стволика (20—30 лет), фаза жердняка; 4 — формирование конусовидной кроны (30—60 лет); 5 — формирование раскидистой кроны (60—100 лет); 6 — разрушение кроны, старение, приводящее к полному отмиранию растения (100—150 лет).

В первой фазе онтогенеза, так же как и у опушечных растений, идет нарастание ПП. Приросты остаются укороченными, и таким образом растения сохраняют розеточный облик в течение всей фазы. Часто весь побег (проросток) до верхушки оказывается погребенным в лесной подстилке.

Вторая фаза. Приросты ПП увеличиваются. Растения вытягиваются и возвышаются над подстилкой. Начинается ветвление ПП. Боковые укороченные ПВ чаще всего бывают эфемерными. На ПП в месте выхода его из лесной подстилки появляются 1—2 ПФ, догоняющих в росте материнский или обгоняющих его. Верхушка, т. е. последние 1—2 удлиненных прироста ПП до зоны кущения, может отмереть и лидирующую роль берет на себя ПФ.

Третья фаза. 2—3 ПФ вначале развиваются как равноценные, и только после нескольких лет нарастания один из них усиливается, а остальные постепенно отмирают. Прутьевидный ПФ высотой 20—30 см на верхушке несет свою небольшую «крону». В целом растение имеет форму жерди.

Четвертая фаза. Приросты лидирующей СПФ быстро увеличиваются и достигают размеров приростов опушечной формы. Образуется конусовидная крона, но боковые ветви в ней имеют длину не более 15 см и отмирают быстрее, поэтому оголенная часть ствола в отличие от опушечных растений имеет высоту до 80 см. Появляются единичные цветки.

Пятая фаза. Конусовидная крона сменяется раскидистой. Ее ветви в верхней части растут неравномерно. Цветение усиливается. На концах ветвей появляется все больше укороченных ПВ. Цикл развития ветви (СПВ) может растягиваться до 30 лет, но в то же время некоторые из ветвей отмирают уже на 5—10-й год. Усиливается возникновение ПД. Хорошо выражена мозаика ветвей.

Шестая фаза. Крона разрушается. Ветви последовательно отмирают. На скелетных осях начинают появляться СПФ, заполняющие пустоты, образующиеся в кроне после отмирания ее частей, но их всегда немного. По мере все большего разрушения кроны ПФ начинают появляться и в основании стволика, часто пучками. Однако такой «взрыв молодости» длится недолго. Одновременно с отмиранием ствола онтогенез заканчивается.

В затенении, под лесным пологом, первый период онтогенеза (первая и вторая фазы) идет медленнее, кущение задерживается и только в третьей фазе наступает рывок роста, когда крона растения быстро перемещается вверх, достигая максимальных размеров в четвертой фазе.

Второй период онтогенеза начинается в четвертой фазе, пик его приходится на пятую фазу, когда растение обильно плодоносит; третий начинается в конце пятой фазы и заканчивается в шестой вместе со смертью растения. Периоды

онтогенеза весьма плавно переходят один в другой. Для первого периода характерно моноподиальное ветвление усиленных ПВ и ПФ, во втором преобладает симподиальное ветвление, усиливается роль укороченных побегов, образующих побеговую и листовую мозаику. Стареющие растения в третьем периоде ветвятся почти исключительно симподиально. И только в самом конце, перед гибелью у кратковременно живущих СПФ вновь начинает преобладать моноподиальное ветвление. Жизненная форма менцизии пятитычинковой сочетает в себе элементы дерева и аэроксильного кустарника. Как у дерева, с начала онтогенеза этого вида идет развитие СПП, формируется ствол, боковые ветви образуют конусовидную крону. У растений, обитающих на опушках, во второй фазе онтогенеза почки в основании стволиков только увеличиваются, но не реализуются, а в затенении, т. е. в более экстремальных условиях обитания, менцизия кустится. Ствол у нее формируется из регулярно замещающих друг друга ПФ или ПВ в результате их симподиального ветвления. В середине онтогенеза образуется куполообразная крона — характерная черта дерева. Но при расширении кроны боковые ветви принимают наклонное положение и скрывают под собой относительно невысокий ствол. Растение приобретает форму куста. Приближенная к почве крона — типичная черта аэроксильных кустарников. У затененных растений ветвей меньше, они короче, но деревцевидный облик сохраняется.

Усиленные ПВ и ПФ менцизии характеризуются значительными приростами, особенно в третьей фазе, когда растения очень быстро достигают свойственного им яруса леса. В то же время большинство ее побегов имеет укороченные приросты, способствующие образованию листовой мозаики.

По всей вероятности, в процессе соматической эволюции от деревьев к кустарникам формирование жизненной формы менцизии шло под лесным пологом путем усиленной олигомеризации побегов и приростов при сохранении многих черт, свойственных деревьям.

Такая жизненная форма лесных аэроксильных кустарников не является редкой. Ее имеют, по нашим наблюдениям, например, рододендроны, обитающие на Кавказе — *Rhododendron luteum* Sweet., *Rh. ponticum* L., в лесах южного Приморья — *Rh. schlippenbachii* Max., а также *Rhamnus frangula* L. крушина ломкая, произрастающая в смешанных лесах средней полосы России.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 477 с. — *Лучник З. И.* Обрезка кустарников. М.: Сельхозгиз, 1960. 96 с. — *Мазуренко М. Т.* Онтогенез рододендрона Фори (*Rhododendron faurei* Franch., *Ericaceae*) в Сихотэ-Алинском заповеднике. — Бот. журн., 1980а, т. 65, № 2, с. 266—274. — *Мазуренко М. Т.* Рододендроны Дальнего Востока. М.: Наука, 1980б. 231 с. — *Мазуренко М. Т.* Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 183 с. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 159 с. — *Сенянинова-Корчагина М. В.* О ксероморфизме вечнозеленых болотных верескоцветных. — Учен. зап. ЛГУ, сер. геогр. наук, 1956, вып. 11, № 213, с. 3—110. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с. — *Hultén E.* Flora of Alaska and neighboring territories. Standford, 1968. 1008 p. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington: Smithsonian Inst., 1965. 1065 p. — *Sugavara* S. Illustrated flora of Sachalien. Vol. 4. Tokyo, 1940. 1957 p.

Батумский ботанический сад АН ГрузССР.
Получено 24 V 1983

УДК 581.9 : 551.791/794 (477.83) Бот. журн., т. 71, № 4

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Л. Г. Безусько

ДУБОВЫЕ ЛЕСА МАЛОГО ПОЛЕСЬЯ В ПОЗДНЕ-ПОСЛЕЛЕДНИКОВЬЕ

Yu. R. SHELYAG-SOSONKO, L. G. BESUS'KO. THE OAK-FORESTS OF MALOYE POLESSYE IN THE LATE POST-GLACIAL PERIOD

Приводятся новые для Украины палеопалинологические данные о формировании дубовых лесов Малого Полесья, начиная с аллерёда и на протяжении голоцена. Наличие детальной схемы расчленения отложений поздне-послеледниковья, построенной с учетом радиоуглеродных датировок, послужило основой для определения абсолютного возраста основных этапов в развитии дубовых лесов на исследуемой территории. Сравнение результатов палеопалинологического анализа с данными по изучению современных дубовых лесов позволило высказать предположение о валдайском времени появления бореальных видов и горных видов, свойственных лесам Карпат, в составе травяного покрова современных дубовых лесов.

Малое Полесье представляет собой аккумулятивно-денудационную равнину, расположенную между Волынской и Подольской возвышенностями. Район исследований, занимающий в масштабах УССР сравнительно небольшую площадь (около 8000 км^2), привлекал и продолжает привлекать внимание геоботаников, флористов, геологов, палеоботаников, географов как особенностью своего генезиса, так и своеобразием природы. В связи с этим для решения вопросов формирования современной растительности на данной территории несомненный интерес представляет выяснение общего характера развития растительного покрова с позднеледниковья до настоящего времени. С этой целью в последние годы для отложений 14 разрезов поздне-послеледниковья Малого Полесья мы получили детальные палеопалинологические характеристики.

Кратко основные особенности для каждого из 11 исследованных периодов поздне-послеледниковья могут быть обобщены следующим образом. В составе пыльцевых спектров из отложений аллерёда (AL) преобладает пыльца сосны (свыше 80 %) с участием ольхи, березы, ели. Сумма пыльцы широколиственных пород достигает 4 %. Пыльца кустарников, представленная ивой и лещиной, встречена спорадически и в небольших количествах. Среди пыльцы трав следует отметить заметное участие представителей полыней и маревых (до 20 %). Состав пыльцевых спектров из отложений позднего дриаса (DR-3) также характеризуется господством пыльцы сосны (свыше 70 %) с участием ольхи и березы. Пыльцевые зерна ели, широколиственных пород, ивы встречены единично. Преобладание среди пыльцы трав представителей полыней и маревых (иногда до 50 %) отличает спектры из отложений позднего дриаса от описанных выше. В составе пыльцевых спектров из отложений пребореального периода (PB) наблюдается увеличение содержания пыльцы березы (до 50 %), максимум значений которой приурочен именно к этому периоду. Содержание пыльцы сосны несколько уменьшается, но по-прежнему продолжает доминировать. Спорадически, не превышая в сумме 4 %, отмечены пыльцевые зерна широколиственных пород. Встречена пыльца ольхи, ивы. Среди трав господствуют представители полыней и маревых (до 40 %). В составе пыльцевых спектров из отложений бореального периода (BO) заметно уменьшается участие пыльцы березы (до 60 %). Содержание пыльцы сосны достигает в это время своих максимальных для голоцена значений (иногда свыше 95 %). В небольших количествах встречена пыльца ольхи, ели, лещины. К концу периода постоянным становится участие пыльцы широколиственных пород, достигающее 9 %. Для пыльцы трав характерно уменьшение содержания полыней и маревых. К концу периода наблюдается тенденция увеличения количества и разнообразия пыльцы других представителей разнотравья. Состав пыльцевых спектров из отложений первой половины атлантического периода (AT-1), характеризуясь господством пыльцы сосны (до 70 %), заметно изменяется в сторону увеличения количества и разнообразия пыльцы широколиственных

пород, общая сумма которой достигает 30 %. По-прежнему постоянно присутствует пыльца ольхи и березы. К этому периоду приурочены максимумы значений пыльцы клена и вяза, появление пыльцы пихты и бука. Наблюдается увеличение участия пыльцы ели. Возрастают также содержание и разнообразие пыльцы кустарников. В составе пыльцы трав доминируют представители разнотравья с участием осоковых и злаковых. Значение пыльцы полыней и маревых падает и в сумме не превышает 9 %. Особо следует отметить появление единичных пыльцевых зерен растений, связанных с хозяйственной деятельностью человека (подорожник средний, подорожник ланцетолистый, щавель воробьиный, щавель кислый и др.). Количество и разнообразие этой группы пыльцы увеличивается во всех последующих спектрах. В составе пыльцевых спектров из отложений второй половины атлантического периода (AT-2) наблюдается дальнейшее увеличение общей суммы широколиственных пород (до 35 %), хотя по-прежнему ведущая роль принадлежит пыльце сосны (до 60 %) с небольшим участием березы и ольхи. Разнообразна пыльца кустарников (ива, лещина, бересклет, калина, малина и др.). Среди пыльцы трав доминирует пыльца представителей разнотравья в основном мезофильного типа. Содержание пыльцы полыней и маревых невелико и в сумме не превышает 4 %. Отмечена также пыльца осоковых, злаковых, сложноцветных, водных растений. Состав пыльцы спектров из отложений начала суббореального периода (SB-1) характеризуется увеличением количества пыльцы сосны (до 80 %), уменьшением общей суммы пыльцы широколиственных пород (до 17 %). Следует отметить, что к этому периоду приурочено самое высокое содержание пыльцы пихты (до 8 %). Несколько уменьшаются количество и разнообразие пыльцы представителей кустарникового яруса. Среди пыльцы трав продолжает господствовать пыльца разнотравья с участием осоковых и злаковых. Для состава пыльцевых спектров из отложений суббореального периода (SB-2) характерны увеличение общей суммы пыльцы широколиственных пород (до 32 %) и уменьшение участия сосны (до 50 %). Отмечена пыльца ольхи, березы. Максимум содержания пыльцы бука приурочен к пыльцевым спектрам этого периода. Состав пыльцевых спектров из отложений конца суббореального периода (SB-3) характеризуется повышением содержания пыльцы сосны (до 75 %), уменьшением участия общей суммы пыльцы широколиственных пород (до 25 %). Отмечена также пыльца березы, ольхи. В составе пыльцевых спектров из отложений первой половины субатлантического периода (SA-1) наблюдаются значительное увеличение содержания пыльцы широколиственных пород (до 43 %) и самое заметное за исследуемые периоды участие пыльцы ели (второй голоценовый максимум). К этому времени приурочены максимальные значения пыльцы дуба, граба, ольхи, липы. Несколько увеличивается участие пыльцы представителей кустарникового яруса. Состав пыльцевых спектров из отложений второй половины субатлантического периода (SA-2) характеризуется новым и заметным увеличением содержания пыльцы сосны (иногда до 90 %). Одновременно уменьшается общая сумма пыльцы широколиственных пород (иногда до 3 %), ели, пихты. В составе пыльцы трав наблюдается небольшое увеличение количества полыней и маревых (до 8 %). Отличительной особенностью пыльцевых спектров в это время является постоянное и максимальное за исследуемые периоды участие пыльцы растений, непосредственно связанных с хозяйственной деятельностью человека (культурные злаки, василек синий, осот полевой, подорожник средний и подорожник ланцетолистый, щавель воробьиный, щавель кислый и др.). Заключая описания обобщенных пыльцевых характеристик исследованных отложений Малого Полесья, следует отметить, что наблюдаются три максимума распространения пыльцы широколиственных пород (AT-2, SB-2 и SA-1), причем основной из них приурочен к SA-1. Максимальные значения пыльца темнохвойных пород (ель, пихта) приобретает в спектрах из отложений суббореального периода (SB-1 и SB-2).

Два из четырех разрезов на территории Украины, отложения которых серийно датированы по методу C^{14}, расположены также в районе исследований (болота Стоянов-II и Старники; рис. 1 и 2). Таким образом, появилась возможность для разработки на примере Малого Полесья первой в УССР региональной схемы развития растительности, начиная с аллерёда (AL) и кончая поздним

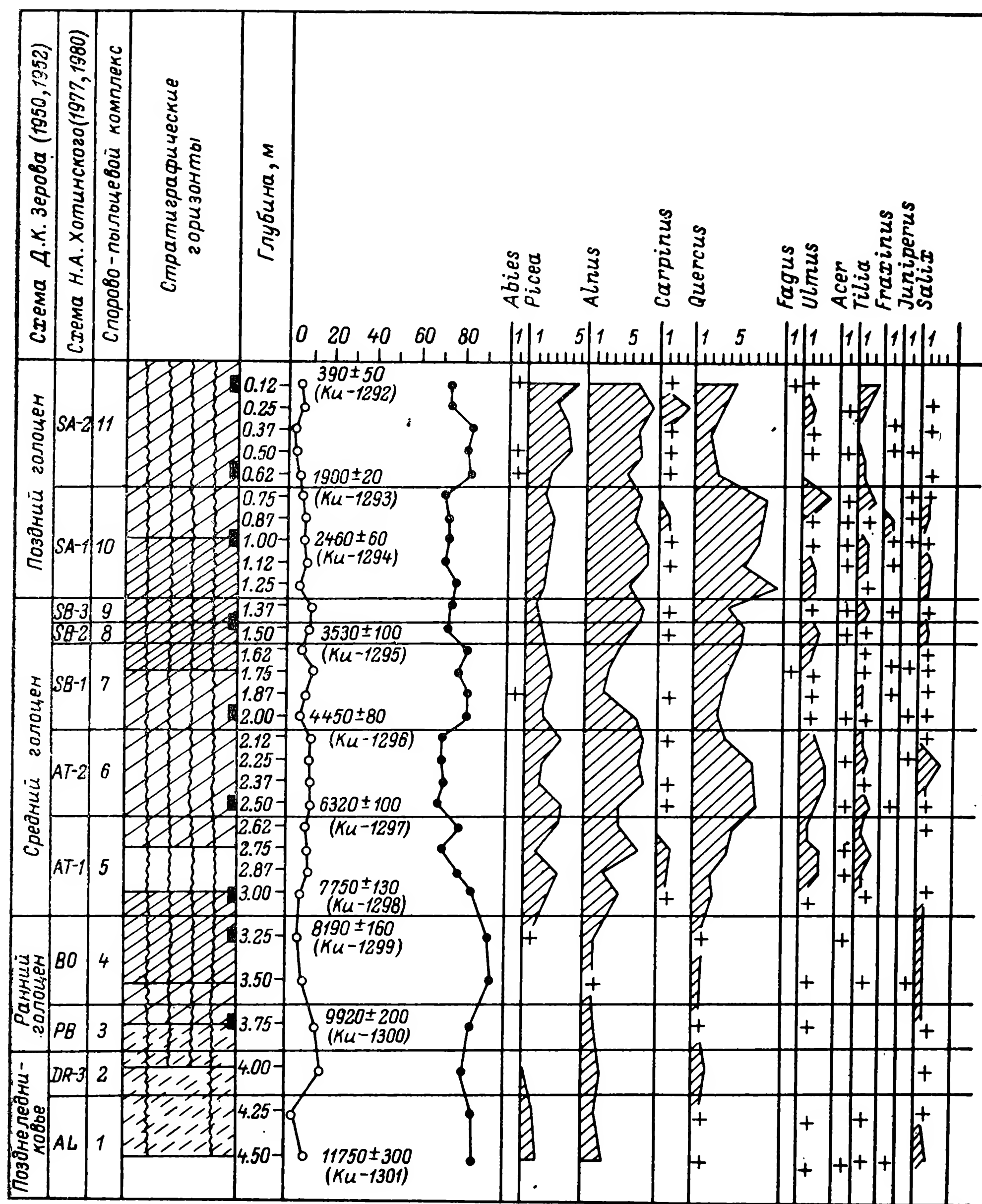


Рис. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений (в %) болота Старники.

Здесь и на рис. 2: *1* — осоково-тростниковый торф, *2* — тростниково-гипновый торф, *3* — тростниковый торф, *4* — сосна, *5* — береза, *6* — общее количество пыльцы травянистых растений (%), *7* — общее количество пыльцы древесных и кустарниковых растений (%), *8* — общее количество спор (%), *9* — древесно-тростниковый торф, *10* — песок.

голоценом (SA-2), построенной с учетом радиоуглеродных датировок (Безусько, 1981). Полученные данные являются надежной основой для восстановления подробной картины развития растительного покрова исследуемой территории, а также позволяют проследить за распространением его основных компонентов.

Территория Малого Полесья, согласно геоботаническому районированию Украинской ССР («Геоботанічне районування. . .», 1977), определена как Малополесский геоботанический округ сосновых и дубово-сосновых лесов. Дуб является сейчас одной из основных лесообразующих пород. В настоящей

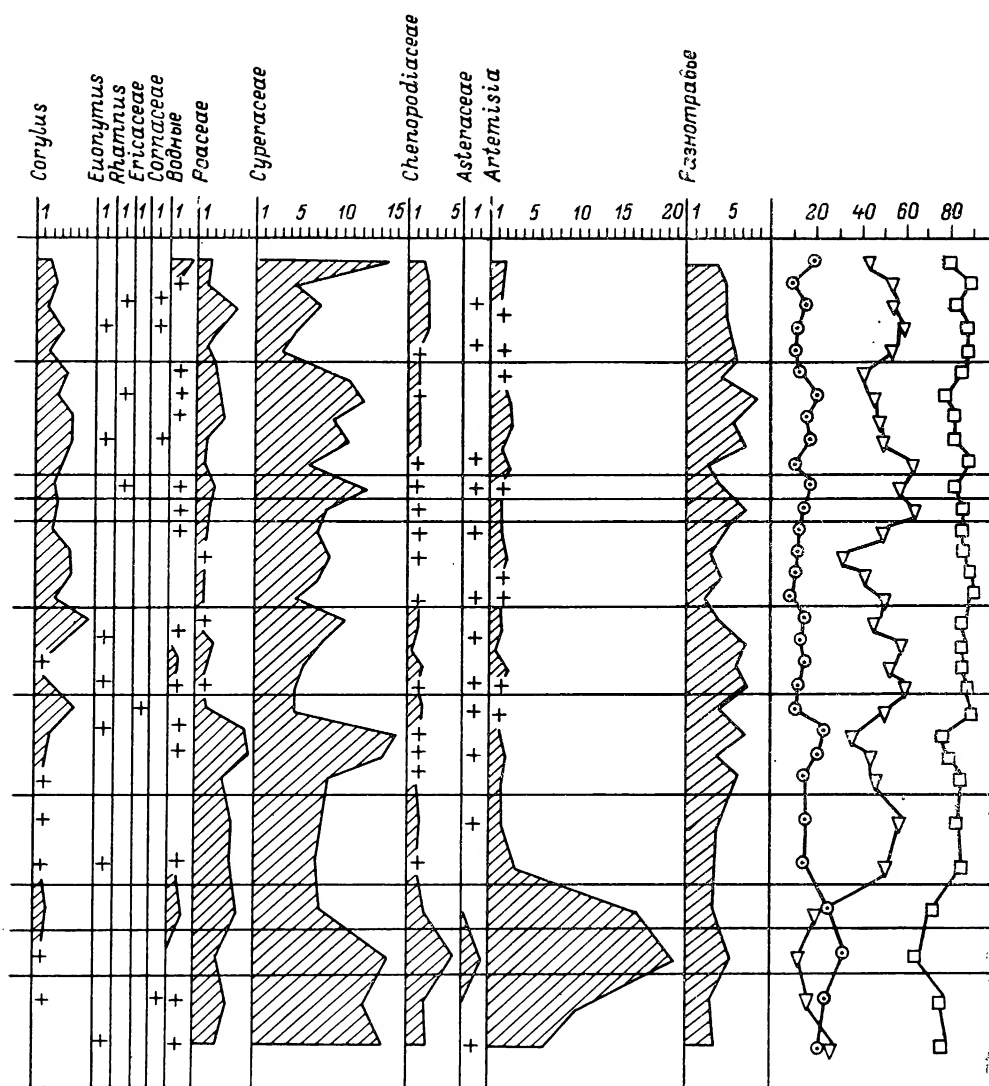


Рис. 1 (*продолжение*).

работе мы рассматриваем вопрос формирования дубовых лесов, начиная с аллерёда. Изучение современных дубовых лесов Малого Полесья показало, что они не образуют чистых больших массивов, а встречаются в комплексе с сосновыми и грабово-сосновыми лесами (Косець, 1953; Шеляг-Сосонко, 1971, 1974). Для территории Малого Полесья описано шесть ассоциаций: Quercetum coryloso-majanthemosum, Quercetum coryloso-caricosum (brizoidis), Quercetum coryloso-aegopodiosum, Quercetum coryloso-oxalidosum, Quercetum coryloso-asarosum, Quercetum coryloso-asrulosum. Наиболее распространенными являются Quercetum coryloso-caricosum (brizoidis) и Quercetum coryloso-aegopodiosum. Характерной флористической особенностью травяного покрова дубовых лесов данной территории является распространение в них бореальных видов, а также видов карпатских лесов, редко встречающихся на равнине (*Aruncus vulgaris* Raf., *Astrantia major* L., *Doronicum austriacum* Jacg., *Cirsium erisithales* (Jacg.) Scop. и др.).

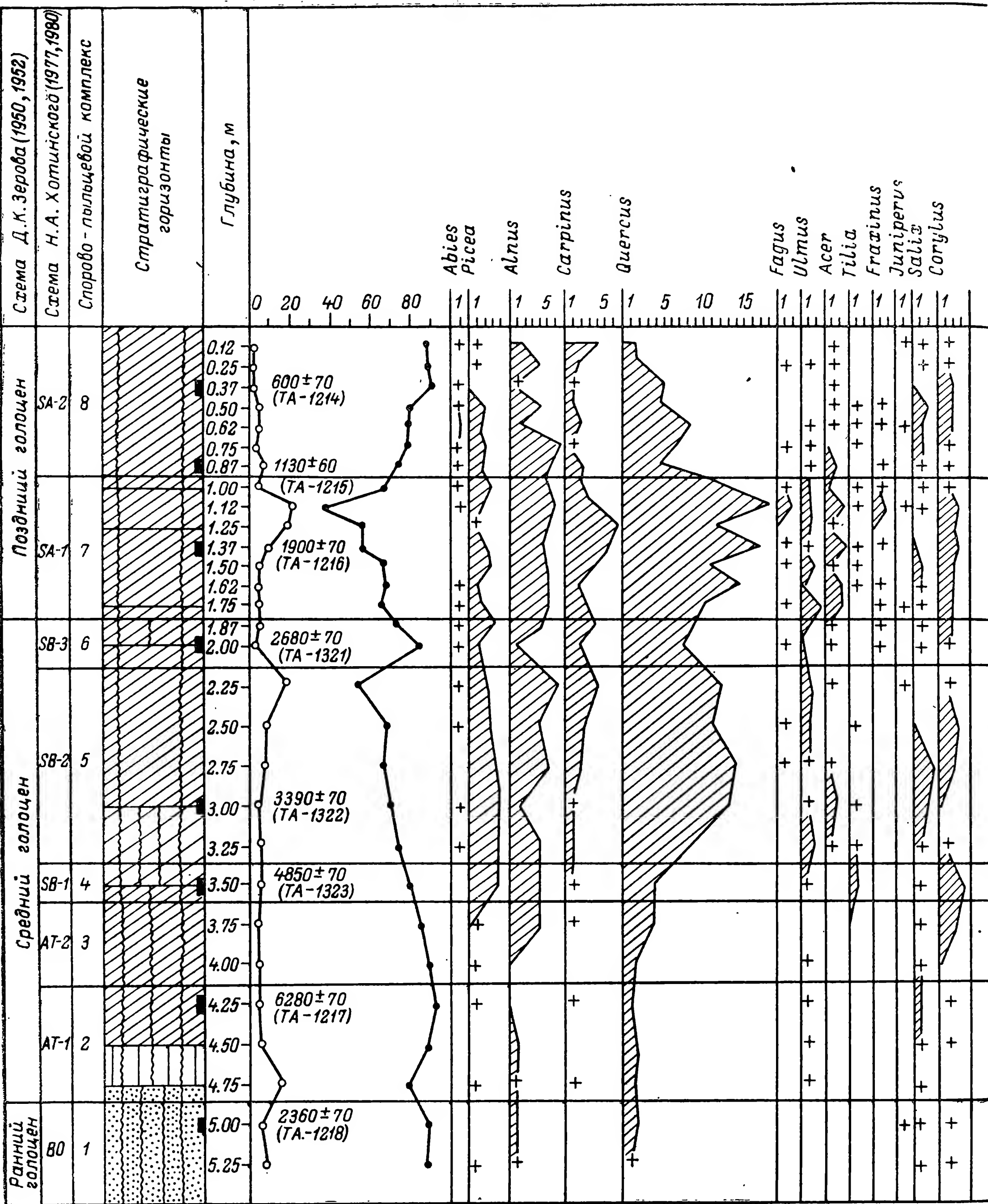


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений (в %) болота Стоянов-II.

Палеопалинологические характеристики позволяют сделать вывод о том, что на территории Малого Полесья, начиная с аллерёда, господствующим типом растительности был лесной. Основными лесообразующими породами являлись сосна, береза, дуб, роль которых в различные периоды поздне-послеледниковья была различной. В конце аллерёда — 11 750±300 лет (Ки-1301) — господствовали сосновые и березовые леса с небольшим участием широколиственных пород (среди них встречался дуб) и ели. В позднем дриасе (DR-3) и в пребореальном периоде (PB) доминировали сосновые и березовые леса. Дуб в составе лесной растительности встречался единично. На основании палео-

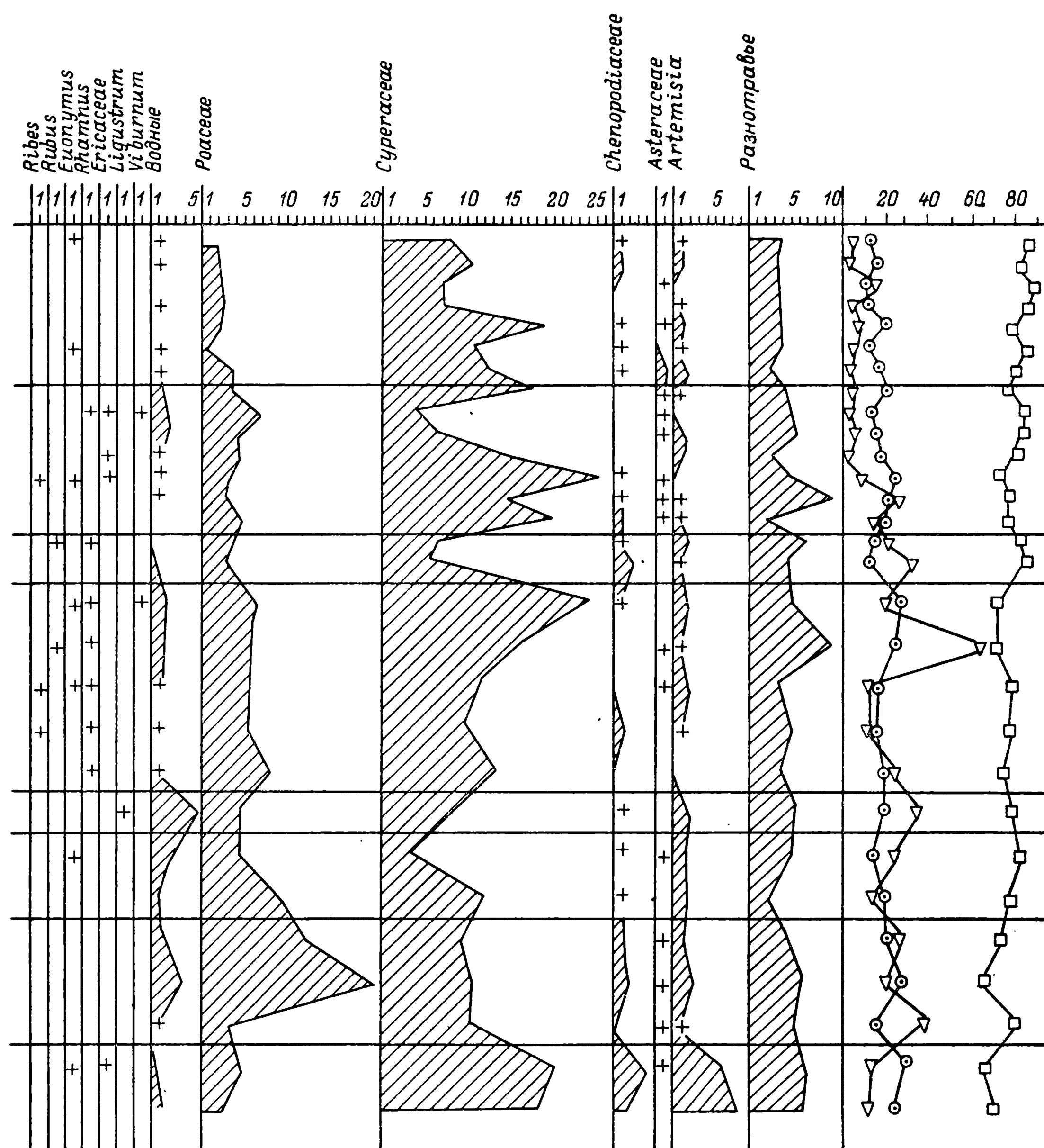


Рис. 2 (*продолжение*).

палинологических данных были проведены палеоклиматические реконструкции, позволившие получить количественные характеристики климата отдельных периодов голоцена (Кліманов, Безусько, 1981). Современные климатические показатели для исследуемой территории следующие: среднегодовая температура — около 8, средняя температура июля — 18—19, средняя температура января —4—5 °С, среднегодовое количество осадков — 600—800 мм. После похолодания в позднем дриасе наступило потепление климата, обусловившее основные перестройки растительного покрова Малого Полесья в периодах PB, BO, AT-1 и AT-2. В бореальном периоде средние температуры января были ниже современных приблизительно на 3, средние температуры июля — на 2°.

В пребореальном периоде наблюдается первое сильное уменьшение роли сосны за счет увеличения участия березы в составе лесов. На период ВО приходятся максимальное распространение сосны и наибольшее развитие чистых сосновых древостоев. В это же время несколько увеличивается и участие дуба и других широколиственных пород. Роль дуба становится заметной, начиная с первой половины атлантического периода. Приблизительно с 7665±107 лет (средний возраст границы между бореальным и атлантическим периодами) дуб постоянно входит в состав растительного покрова Малого Полесья, причем участие его возрастает. К этому же времени может быть отнесено формирование первых участков дубово-сосновых лесов. Дуб становится постепенно одной из главных лесообразующих пород исследуемого района, начиная приблизительно с 6300±∓85 лет (средний возраст границы между периодами АТ-1 и АТ-2). Вторая половина атлантического периода характеризуется изменением климата в сторону потепления. Среднегодовые температуры и средние температуры июля тогда были выше современных приблизительно на 1°. Средние температуры января и среднегодовое количество осадков были близки к современным. В это время наблюдается первый максимум распределения широколиственно-хвойных лесов, среди них дубово-сосновые достигают также своего первого максимального распространения. Происходит формирование первых участков дубово-грабово-сосновых лесов. Очевидно, в голоцене (АТ-2) уже могли существовать также небольшие участки дубовых лесов. В начале суббореального периода (SB-1) зафиксировано похолодание климата. Среднегодовые температуры были ниже современных приблизительно на 2, января — на 3°, а температуры июля были близки к современным. Среднегодовое количество осадков достигало 600 мм. Наблюдается сокращение роли дуба, которое происходило в начале суббореального периода (SB-1), приблизительно 4650±75 лет назад (средний возраст границы между АТ-2 и SB-1). Во время SB-2 наблюдалось некоторое увеличение участия дуба в составе лесов, но оно было несколько меньшим, чем в АТ-2. На рубеже SB-2 и SB-3 (приблизительно 3170±85 лет) в составе растительного покрова вновь наблюдалось небольшое сокращение площадей, занятых широколиственно-хвойными и широколиственными лесами. Оно было менее значительным, чем таковое в SB-1. Роль дуба также уменьшилась. Временем расцвета лесов с максимальным распространением дуба является первая половина субатлантического периода голоцена (SA-1). В это время широкое развитие получают широколиственно-хвойные и широколиственные леса с участием влаголюбивых пород (основной максимум). В SA-1 наблюдается второе (более сильное, чем в пребореальном периоде) заметное уменьшение роли сосны. Оно происходило за счет увеличения участия широколиственных пород в составе древесной растительности района исследований. Распространяются грабово-дубово-сосновые, дубово-сосновые и дубовые леса. Радиоуглеродные датировки 2460±60 лет (Ки-1294) и 1900±70 (ТА-1216) определяют время распространения этих лесов на территории Малого Полесья. В SA-2 отмечаются уменьшение роли широколиственных пород, увеличение участия сосны. Сокращаются площади лесов с дубом. Леса Малого Полесья становятся близки к современным, чему, помимо изменений климатических условий, в субатлантическом периоде (SA-2) в значительной мере уже способствовал и антропогенный фактор. Учитывая, что сосна и дуб являлись на разных этапах голоцена главными лесообразующими породами, целесообразно их использовать при восстановлении лесов района.

Развитие лесов Малого Полесья, в том числе и рассматриваемых нами дубовых лесов, происходило в значительной мере под влиянием изменений климата, что подтверждается результатами палеоклиматических реконструкций, проведенных для данной территории. На формирование всего растительного покрова повлияло два глобальных климатических перелома — потепление, начавшееся с позднеледникового рубежа, и похолодание на атлантико-суббореальной границе (Хотинский, 1977, 1980).

Территория Малого Полесья относится к районам местонахождений гляциальных реликтов (*Swertia perennis* L., *Pinguicula vulgaris* L., *Saxifraga hirculus* L., *Salix myrtilloides* L. и др.) (Барбарич, 1966). Относительно участия в составе травяного покрова дубовых лесов бореальных видов, а также видов,

свойственных лесам Карпат, можно высказать предположение о времени появления их на территории Малого Полесья. Вероятно, большинство из них являются реликтами холодной валдайской эпохи. Имеющиеся палеопалинологические данные о составе растительного покрова Малого Полесья в позднем плейстоцене, начиная с ранневалдайских межстадиалов, убедительно свидетельствуют о гиперзональном характере растительного покрова, сочетающего в себе лесные (бореальные) — *Pinus sylvestris* L., *Picea excelsa* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Moench., *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth., *Thalictrum minus* L., *T. aquilegifolium* L., *Lycopodium annotinum* L. и др.; степные — *Polycnemum arvense* L., *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn., *Kochia prostrata* (L). Schrad., виды родов *Ephedra* L., *Artemisia* L. и др.; арктические и аркто-альпийские — *Betula nana* L., *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Dryas octopetala* L., *Botrychium boreale* Milde, *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub., *Selaginella selaginoides* (L.) Link., *Thalictrum alpinum* L. и другие элементы (Безусько, 1981; Богуцкий, Безусько, 1982). Снижение горных поясов Карпат, наблюдающееся даже в периоды относительных потеплений межстадиального ранга валдайской эпохи (Гладилин, Пашкевич, 1977), также способствовало проникновению бореальных и аркто-альпийских элементов на близлежащие равнинные пространства. В составе современного растительного покрова западных областей УССР наблюдается четкая тенденция уменьшения числа видов и их популяций по мере удаления от Карпат.

ЛИТЕРАТУРА

Барбарич А. І. Фрагменти рослинності боліт перехідного типу на межі Волинського лісостепу і Малого Полісся УРСР. — Укр. бот. журн., 1966, т. 23, № 1, с. 104—106. — *Безусько Л. Г.* История растительности Малого Полесья в четвертичное время по данным спорово-пыльцевых исследований: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев. 1981. 22 с. — *Богуцкий А. Б., Безусько Л. Г.* Растительность дубновского (брянского) межстадиала на территории Малого Полесья. — В кн.: VII съезд Украинского ботанического общества. Киев: Наук. думка, 1982, с. 399—400. — *Геоботанічне* районування Української РСР. Київ: Наук. думка, 1977. 302 с. — *Гладилин В. Н., Пашкевич Г. А.* Палеогеография среднего и позднего Закарпатья по данным исследований в пещере Молочный Камень. — В кн.: Палеоэкология древнего человека. М.: Наука, 1977, с. 106—112. — *Зеров Д. К.* Основные черты послеледниковой истории растительности Украинской ССР: Тр. конференции по спорово-пыльцевому анализу, 1948. М., 1950, с. 43—61. — *Зеров Д. К.* Нарис розвитку рослинності на території Української РСР в четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень. — Бот. журн. АН УРСР, 1952, т. 9, № 4, с. 5—19. — *Кліманов В. А., Безусько Л. Г.* Клімат і рослинність Малого Полісся в голоцені. — Укр. бот. журн., 1981, т. 38, № 4, с. 24—26. — *Косець М. І.* Нарис рослинності Львівської області Української РСР. — Бот. журн. АН УРСР, 1953, т. 10, № 4, с. 75—85. — *Хотинский Н. А.* Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с. — *Хотинский Н. А.* Три типа изменения климата Северной Евразии в голоцене. — В кн.: Колебания увлажненности Арало-Каспийского региона в голоцене. М.: Наука, 1980, с. 5—22. — *Хотинский Н. А., Фоломеев Б. А., Гуман М. А.* Археолого-палеогеографические исследования на Средней Оке. — В кн.: Советская археология. М.: Наука, 1979, с. 63—81. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Дубові ліси Малого Полісся. — Укр. бот. журн., 1971, т. 18, № 1, с. 118—120. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція. Київ: Наук. думка, 1974. 239 с.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР, Киев.

Получено 15 XI 1983.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 004.11 : 576.312.37

В. Г. Гриф, Н. Д. Агапова

К МЕТОДИКЕ ОПИСАНИЯ КАРИОТИПОВ РАСТЕНИЙ

V. G. GRIF, N. D. AGAPOVA. ON THE METHODS OF DESCRIPTION OF PLANT KARYOTYPES

Обсуждается усовершенствованная система классификации метафазных хромосом растений для целей кариосистематики и цитогенетики. Рассматриваются вопросы о введении коэффициента, определяющего степень изменения параметров хромосом в результате различных методов предобработки материала перед фиксацией, и о правомочности использования ряда кариологических характеристик.

Проблема классификации хромосом растений для целей кариосистематики и цитогенетики до сих пор не нашла своего окончательного решения, несмотря на то что прошло уже много лет со дня опубликования первых систем классификации типов метафазных хромосом по их морфологии (Battaglia, 1955; Levan e. a., 1964).

Предлагаемые в последние годы рядом авторов другие системы классификации хромосом сохраняют основные недостатки, и в первую очередь — деление только на 4 основных типа, что явно недостаточно. Неудобны для применения в этом случае и границы между типами хромосом, особенно между акро- и субакроцентрическими ($I^c=12.5$) и мета- и субметацентрическими ($I^c=37.5$) (Pahuja, 1969; Adhikary, 1974; Абрамова и др., 1981; Abraham, Prasad, 1983, и др.). С другой стороны, выделение большого числа типов и подтипов хромосом делают системы классификации излишне громоздкими, а главное такое деление не обосновано точностью методов измерения хромосом и их плеч. Считается, что если различия между измеряемыми парами хромосом составляют меньше 8 % их средней длины, то нельзя уверенно говорить о достоверности различий этих хромосом (Matérn, Simak, 1968; Bentzer e. a., 1971), отсюда следует, что при диапазоне изменения величины центромерного индекса от 50 % до 0 число основных типов хромосом не может превышать 5—6.

Примером излишне усложненной классификации метафазных хромосом является система Z. Abraham и P. Prasad (1983). При описании типов хромосом авторы предлагают использовать четыре «фиксированные точки» (т. е. случаи, когда центромерный индекс хромосомы точно соответствует одному из таких положений центромеры, как медианное — $I^c=50$ %, субмедианное — $I^c=25$ % и т. д.) и шесть промежуточных участков, обозначенных как почти медианный (nm), почти субмедианный (nsm) и т. д., причем в последнем случае со знаком + или — в зависимости от положения около фиксированной точки: ближе к центромере —, дальше +. В данной системе деление на значимые интервалы для разных типов хромосом неравномерно — интервалы значений для «почти медианных» и «почти субмедианных» вдвое больше, чем для «почти терминальных» и «почти субтерминальных». Такие же различия между интервалами для почти субмедианного + и субмедианного —. Очевидно, что такая излишне усложненная система классификации хромосом с неравными значениями интервалов для разных типов хромосом неудобна для широкого использования в кариосистематике. Следует отметить, что использование фиксированных точек тоже не имеет смысла, так как в случае получения средних результатов измерения какой-либо из хромосом, соответствующих значению одной из фиксированных

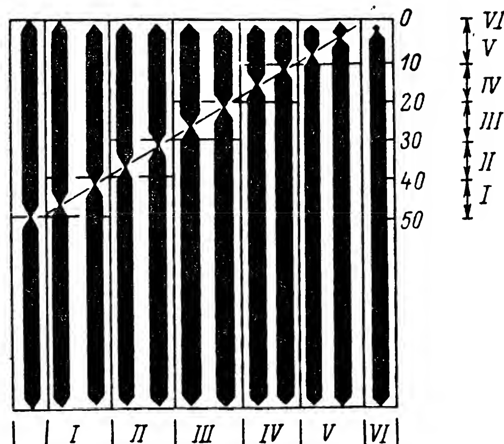


Рис. 1. Схема основных морфологических типов хромосом.

I — метацентрические, II — субметацентрические, III — интерцентрические, IV — субакроцентрические, V — акроцентрические, VI — телоцентрические.

точек, ошибка измерения не может быть равна нулю и, следовательно, отнесение хромосомы к такому типу так же условно, как и в остальных случаях.

В предыдущей работе (Агапова, Гриф, 1982) мы сделали попытку унифицировать наиболее известную систему классификации метафазных хромосом A. Levan с соавторами (1964) и предложили некоторые уточнения хромосомной терминологии.

В данной статье на обсуждение выносится предложение о некотором упрощении и улучшении системы классификации Levan. Рекомендуется ввести еще один тип хромосом, что, с одной стороны, повышает разрешающую способность системы (6 типов вместо 5), а с другой — делает границы между типами хромосом более простыми и четкими (рис. 1, см. таблицу). Если в общепринятых модификациях системы Levan границы типов хромосом соответствуют величинам центромерного индекса, равным 12.5, 25.0, 37.5 и 50.0 (Murin, 1970), то по предлагаемой схеме это будет — 10.0, 20.0, 30.0, 40.0 и 50.0.

При описании кариотипов растений целесообразно использовать следующие типы хромосом:

Тип хромосомы	I^c, %
Метацентрические (M)	50—40
Субметацентрические (SM)	40—30
Интерцентрические (I)	30—20
Субакроцентрические (SA)	20—10
Акроцентрические (A)	10—0

Телоцентрические (T) — это акроцентрические хромосомы, длина короткого плеча которых меньше толщины хромосомы (хроматиды) данного набора хромосом.

Характеристика типов хромосом по степени асимметрии при разных способах определения центромерного индекса (I^c), в %

Название типов хромосом и их буквенные обозначения	$I^c = S/(l+S)$	$I^c = l/(l+S)$	$I^c = S/l$	$I^c = l/S$
Метацентрические (M)	50.0—40.0	50.0—60.0	100.0—67.0	100.0—149.9
Субметацентрические (SM)	40.1—30.0	60.1—70.0	66.9—43.0	150.0—232.9
Интерцентрические (I)	30.1—20.0	70.1—80.0	42.9—25.0	233.0—399.9
Субакроцентрические (SA)	20.1—10.0	80.1—90.0	24.9—10.0	400.0—899.9
Акроцентрические (A)	10.1— 0	90.1—100.0	9.9— 0	900.0—
Телоцентрические (T)	—	—	—	—

Примечание. S — длина короткого плеча, l — длина длинного плеча.

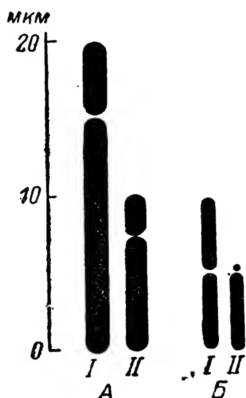


Рис. 2. Схематические кариотипы, иллюстрирующие закономерности изменения относительной длины(L) и индекса асимметрии.

Следует отметить, что во всех случаях, когда отношение толщины хромосом к их длине меньше $^1/_{20}$, центромерный индекс соответственно меньше 5 %, а диаметр короткого плеча меньше толщины хромосомы (хроматиды), тогда хромосомы относятся к телоцентрическому типу. Поэтому тип акроцентрических хромосом подразделяется на два почти равных подтипа: акроцентрические с I^c от 10 до 5 % и телоцентрические с I^c меньше 5 %.

Наиболее существенными характеристиками наборов хромосом конкретных таксонов являются число хромосом (n) и, если возможно установить, уровень его плоидности (x); размеры в микрометрах — длина (L^a) и толщина хромосом (d) как один из показателей количества генетического материала и, наконец, морфология хромосом. В последнюю характеристику входят в первую очередь центромерный индекс (I^c) и во вторую — вторичные признаки — спутники, вторичные перетяжки, дифференциальные сегменты и т. п.

Из трех характеристик кариотипа: число, размеры и морфология, только первый показатель постоянен в онтогенезе и не подвержен воздействию условий внешней среды, предобработки, фиксации. Об изменчивости размеров и морфологии хромосом известно давно и очень много.

В первую очередь следует рассмотреть такой признак кариотипа, как размеры хромосом. Размеры хромосом изменяются в онтогенезе в зависимости от условий выращивания растений, методов предфиксационной предобработки, способа фиксации и т. д., причем речь идет не о каких-нибудь небольших изменениях, а об изменении в 1.5—2.5 раза. Разработать какую-либо унифицированную методику для всего разнообразия растительных объектов пока не представляется возможным. Вероятно, настало время найти показатель (или коэффициент), позволяющий определить степень изменения размеров хромосом в результате всей суммы воздействий: методы предобработки, фиксации и т. д. Таким показателем может быть «коэффициент сокращения», определяемый хотя бы по одной маркерной хромосоме (самой большой или самой маленькой, или спутничной и т. д.) изучаемого таксона (или группы близких таксонов). Его величина может быть установлена путем сравнения размеров этой хромосомы из растений, выращенных в оптимальных условиях и зафиксированных стандартным фиксатором (например, Карнуа), без предобработки, с размерами этой же хромосомы после всей совокупности обработок, использованных в данной работе: коэффициент сокращения (K^c) равен

$$K^c = \frac{\text{длина хромосомы после предобработки}}{\text{длина хромосомы без предобработки}} \cdot 100 \text{ (в \%)}.$$

Следует учитывать, что публикации по изучению кариотипов каких-либо таксонов сами по себе имеют ограниченное значение, их ценность резко возрастает только в том случае, если имеется возможность сравнительного анализа кариологических данных разных исследователей, поэтому такой коэффициент в дополнение к обычным признакам, характеризующим кариотип, будет иметь большое значение, так как позволит результаты разных исследований приводить к «единому знаменателю».

В последнее время в кариосистематической литературе авторы часто приводят характеристики хромосомных наборов, выраженные в относительной длине хромосом (т. е. в процентах от суммарной длины хромосом) без указания масштаба или длины набора (в мкм). Широкое распространение получил такой показатель, как индекс асимметрии хромосомного набора. Эти показатели (характеристики) используются для сравнения таксонов с разной морфологией и величиной хромосом наборов. Неправомочность такого сравнения хорошо иллюстрирует данная схема и рис. 2.

	Кариотип А		Кариотип В	
	I хромосома	II хромосома	I хромосома	II хромосома
Абсолютная длина хромосом, мкм	20	10	10	5
Относительная длина хромосом, %	67	33	67	33
Центромерный индекс хромосом I[c]	25	25	50	0
Индекс асимметрии кариотипов	25		25	

Очевидно, что значительные различия размеров хромосом и их плеч могут не сказываться на относительной длине хромосом, выраженной в процентах, но возможна и такая картина, когда разные по величине центромерного индекса наборы хромосом по индексу асимметрии одинаковы. Ясно, что изменение числа хромосом в наборе даже на одну хромосому (анеуплодия, В-хромосомы) должно привести к невозможности сравнения его с исходным набором по этим показателям. Очевидно, что относительная длина хромосом пригодна для выявления транслокации или сравнения хромосом близких таксонов. Индекс асимметрии может быть использован при статистических обработках большого материала, когда необходимо выявить общие тенденции изменения кариотипа у таксонов с большим количеством исследованных видов, при решении вопросов эволюции хромосом и т. п.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И., Орлова И. Н., Вишнякова М. А. и др. Цитологическая и цитоэмбриологическая техника (для исследования культурных растений). Л.: ВАСХНИЛ, ВИР, 1981. 118 с. — *Агапова Н. Д., Гриф В. Г.* О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Abraham Z., Prasad P.* A system of chromosome classification and nomenclature. — Cytologia, 1983, vol. 48, N 1, p. 95—101. — *Adhikary A. K.* Precise determination of centromere locations. — Cytologia, 1974, vol. 39, N 1, p. 11—16. — *Battaglia E.* A system for the symbolic representation of karyotypes. — Bul. Tor. Bot. Club, 1955, vol. 82, N 3, p. 163—167. — *Bentzer B., Bothmer R. V., Engstrand L. e. a.* Some sources of error in the determination of arm ratios of chromosomes. — Bot. Not., 1971, vol. 124, N 1, p. 65—74. — *Levan A., Fredga K., Sandberg A. A.* Nomenclature for centromeric position on chromosomes. — Hereditas, 1964, vol. 52, N 2, p. 201—220. — *Matérn B., Simak M.* Statistical problems in karyotype analysis. — Hereditas, 1968, vol. 59, N 2—3, p. 280—288. — *Murin A.* Prispevok ku klasifikácii typov chromozómov a ich označovanium. — Acta F. R. N. Univ. Comen., 1970, Bot., vol. 16, p. 37—41. — *Pahuja A. N.* A simpler method of karyotype expression with the help of symbols. — Genét. Ibér., 1969, vol. 21, N 1—2, p. 95—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1985.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 58.006 : 502.75 (575)

И. Т. Васильченко, А. А. Коннов

АРЧЕВЫЕ ЛЕСА СРЕДНЕЙ АЗИИ — ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ ИХ ИЗУЧЕНИЯ, ОХРАНЫ И РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

I. T. VASSILCHENKO, A. A. KONNOV. JUNIPER FORESTS OF MIDDLE ASIA: THE IMMEDIATE TASKS OF THEIR STUDY, PROTECTION AND RATIONAL USE

Показаны необходимость охраны и рационального использования арчевых лесов Средней Азии.

Арчевые леса Средней Азии состоят из видов чешуелистных можжевельников, относящихся к подроду *Sabina* Spach рода *Juniperus* L. Эти леса имеют большое народнохозяйственное значение из-за их водоохранной и противоэрозионной функций, высокой ценности древесины, а также того, что на территории арчевников значительные площади занимают летние пастбища скота (главным образом овец и коз). Однако усиленная эксплуатация арчевых лесов привела их в крайне тяжелое состояние — вплоть до деградации и изреживания значительной их части. Был предложен ряд проектов охраны арчевников и регулирования их эксплуатации. Однако реализация на практике этих предложений оказалась крайне затруднительной из-за весьма малой изученности арчевых лесов.

Рассмотрим, например, вопрос географического распространения рода *Juniperus*. Как известно, считается, что деревья по мере приближения к верхнему пределу своего произрастания становятся низкорослыми, крона у них деформируется вплоть до подушковидных и ползучих форм, снижаются их жизненность и плодоношение (Серебряков, 1954).

Однако, как сообщает А. В. Гурский (1951), наибольшая продолжительность жизни арчи (в данном случае *J. turkestanica*) наблюдается на верхнем пределе ее распространения — на высотах 3600—3880 м над ур. м. Гурский проанализировал ряд спилов арчи, возраст которых оказался около 1000, а в одном случае — 2000 лет! Один из авторов данной статьи (Васильченко, 1959) также обнаружил в Байсунских горах у верхней границы арчевников удивительно мощные гигантские деревья *J. seravschanica*. В другом случае этот же автор совместно с Л. И. Васильевой (Васильченко, Васильева, 1974) в бассейне р. Тупаланг (Западный Гиссар) близ пика Ходжа-Пиръях на высоте 3200—3300 м над ур. м. (т. е. значительно выше современной границы вертикального распространения древесной растительности в этом районе) наблюдали целые «рощи» сухостоя высокоствольной арчи. Был ли это обычный для Западного Гиссара *J. seravschanica* или вымерший вид, или какая-либо локальная раса арчи — осталось неизвестным. К. Д. Мухамедшин и С. К. Сартбаев (1981) отмечают, что долголетие арчи увеличивается с нарастанием абсолютной высоты и достигает фантастических цифр — 2000—3000 лет!

Не менее удивительно произрастание арчи и на нижней границе ее распространения. Чаще всего границу проводят по горизонтали около 1000 м над ур. м., однако Мухамедшин и Сартбаев считают, что именно в самой нижней полосе своего распространения арча подвергалась особенно интенсивному истреблению, и нижнюю границу потенциально арчевой зоны, по их мнению, следует снизить не менее чем на 300—400 м. Это совпадает с наблюдениями А. И. Введенского (Ташкентский государственный университет), который го-

ворил, что на адырах в Узбекистане до сего времени находят какие-то крупные пни неизвестных деревьев. Удалось лишь определить, что это были хвойные деревья. Введенский высказывал предположение, что в этой полосе, в сущности граничащей с пустыней, произрастал особый ксерофильный вид рода *Juniperus*, в течение исторического времени нацело истребленный населением.

Изучение флористического состава травянистой растительности арчевников имеет большое значение для их классификации, и, кроме того, это важно потому, что именно травы составляют основной кормовой фонд, используемый для выпаса скота и сенокошения. Однако в этом отношении мы имеем данные лишь для очень немногих районов арчевой зоны, например по «Гуралашу» (Попов, Андросов, 1937), Шахристану (Коннов, 1973) и Памиро-Алаю (Запрягаева, 1976). Очень сложна и слабо изучена биоэкология видов рода *Juniperus* в позональном и региональном аспектах. Одни авторы пишут, что «арча любит скалы» (Попов, 1940), другие утверждают, что наибольшей полнотой отличаются арчевники, расположенные на речных террасах на относительно богатых темноцветных почвах (Мухамедшин, Сартбаев, 1981). Удивительным является наличие хороших арчевников на соляном куполе Ходжа-Мумын (юго-восточный Таджикистан). Следует также более широко обсудить вопрос о положении арчевников в системе типов древесной растительности. М. Г. Попов (Попов, Андросов, 1937) не считает арчевники лесным типом растительности; даже после посещения известного арчевого заповедника «Гуралаш» с его густыми, местами даже труднопроходимыми арчевниками он писал, что здесь арчевники производят лишь «лесное впечатление», т. е. по сути не представляют собой лес.

Очень много пишется и говорится о необходимости охраны арчи. В книге «Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране» (1981 : 72) отмечено: «все виды чешуелистных можжевельников в той или иной мере нуждаются в охране». В особенности в тяжелом состоянии находятся арчевники Средней Азии, на что неоднократно обращали внимание на страницах «Правды».[1] М. И. Исмаилов, детально изучивший арчевники юго-западного Дарваза (Таджикистан), писал: «Арчевники усиленно вырубаются, поскольку почти всюду проложены дороги, и массивы арчевых лесов, ранее труднодоступные, теперь стали доступными не только для человека и вьючного транспорта, но и для автотранспорта. По нашему убеждению, наступило такое время, когда арча, все ее насаждения должны быть объявлены заповедными и строго охраняться государством. В противном случае в исторически недалеком будущем они будут уничтожены — полностью и навсегда. Этот вывод не является преувеличенным» (1971 : 163).

Однако полное заповедание арчевых лесов вряд ли было бы реальным. Правильнее ставить вопрос об их охране и рациональном использовании. Под этим следует понимать выделение заповедных территорий и заказников; строгое соблюдение норм выпаса скота в арчевниках и ограничение сенокошения; сведение до минимальных размеров рубок арчи, а при обеспеченности населения арчевой зоны топливом и строительными материалами — и полное запрещение рубок. Важное значение здесь будут иметь организация сети питомников для выращивания арчи, обогащение арчевников, особенно редин и эродированных земель, расположенных на их территории, отечественными и иноземными видами арчи и другими древесно-кустарниковыми породами (в первую очередь быстро растущими хвойными). В этом отношении следует учесть успешные опыты П. А. Гана (1957) в Наукатском лесничестве Ошской обл. Киргизской ССР и опыты других исследователей.

До сего времени мы еще не разобрались как следует даже в видовом составе арчевых лесов, не говоря уже о внутривидовой (популяционной) структуре арчи. Еще не определены точно площади арчевников, которые подлежат заповеданию или введению на тех или иных из них режима заказников. В результате, например, наиболее ценные во всей Средней Азии (о чем см.: Мухамедшин и Сартбаев, 1981) арчевники Байсунских гор (Сурхандарьинская обл.

---

[1] *Меркулов К.* Гор зеленое болото. — Правда, 12 III 1977; *Шевченко В.* Что будет с арчей? — Правда, 24 I 1982; *Латифи О.* Арча хранит горы. — Правда, 13 VI 1982.

Узбекской ССР) не имеют заповедных территорий. Нормирование нагрузки в отношении выпаса скота натолкнулось на необходимость детального определения многочисленных выделов арчевых территорий, различающихся по продуктивности, структуре древостоев, обилию и характеру травянистой растительности, условиям рельефа и др. Все еще не решен вопрос об обеспечении населения арчевой зоны топливом, в особенности в местах мало или совсем не доступных для автотранспорта. При этом следует иметь в виду, что в обеспечении топливом нуждаются не только жители кишлаков, но и временно работающие в арчевой зоне мастера отгонного животноводства, сотрудники многочисленных научных экспедиций, туристы и т. д. Пока что рубки продолжаются. По учету, проведенному в Узунском лесхозе Сурхандарьинской обл. Узбекской ССР в 70-х годах в бассейне р. Тупаланг, население (постоянно и временно проживающее) потребляло ежегодно до 10 000 м³ древесины, главным образом арчевой.

Ввиду всего этого в феврале 1984 г. Всесоюзное ботаническое общество организовало рабочее совещание по арчевым лесам. Были заслушаны и обсуждены следующие доклады и выступления: вступительное слово (И. Т. Васильченко, БИН АН СССР); общий обзор арчевых лесов Средней Азии, их состояние, приумножение и рациональное использование (В. Г. Шевченко, ЛГУ); арчевники Таджикистана (А. А. Коннов, Институт ботаники АН ТаджССР); арчевники Западного Тянь-Шаня и Алая (П. А. Ган и А. В. Чуб, Институт биологии АН КиргССР). На совещании, кроме того, выступили Р. В. Камелин (БИН АН СССР), Л. Е. Родин (БИН АН СССР) и А. В. Чумакова (Москва, Центральный институт охраны природы и заповедного дела МСХ СССР). Участники совещания пришли к единодушному мнению, что для решения вопросов, связанных с арчей, — биологических, экологических, лесоводственных, энтомологических, санитарно-гигиенических, дендробиохронологических, популяционной систематики, охраны и, конечно, практических мероприятий — лесохозяйственных, лежащих в основе рационального использования естественных растительных богатств арчевников, — требуются большие долголетние усилия ученых различных специальностей и работников, занятых использованием арчевых лесов в хозяйственных целях. Совещание признало необходимым организацию научно-опытной арчевой станции, общей для республик Средней Азии и Казахстана, с подчинением этой станции непосредственно Государственному Комитету лесного хозяйства СССР. На совещании было подчеркнуто, что по данному вопросу необходима организация фундаментальных исследований и опытов в области охраны, приумножения и рационального использования естественных растительных богатств арчевых лесов. Соответствующие предложения представлены в Госкомитет лесного хозяйства СССР и в Центральный институт охраны природы и заповедного дела МСХ СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. О развитии деревьев и кустарников у верхней границы их распространения в горах Средней Азии. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 12, с. 1717—1720. — *Васильченко И. Т., Васильева Л. И.* Основные черты растительного покрова западной части горного массива Ходжа-Пиръях. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 3, с. 342—353. — *Ган П. А.* Опыт горного лесоразведения. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1957. 111 с. — *Гурский А. В.* Дикорастущие и культурные древесные растения Советского Бадахшана. — Тр. Тадж. фил. АН СССР, 1951, т. 13, с. 5—32. — *Запрягаева В. И.* Лесные растительные ресурсы Памиро-Алая. Л.: Наука, 1976. 594 с. — *Исмаилов М. И.* Древесная и кустарниковая растительность юго-западных отрогов Дарвазского хребта. — Учен. зап. Тадж. гос. ун-та, 1971, т. 3, с. 3—192. — *Коннов А. А.* Флора арчевников Шахристана. Душанбе: Дониш, 1973. 176 с. — *Мухамедшин К. Д., Сартбаев С. К.* Арча — дерево жизни. Алма-Ата: Кайнар, 1981. 176 с. — *Попов М. Г.* Растительный покров Казахстана. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 215 с. — *Попов М. Г., Андросов Н. В.* Растительность заповедника Гуралаш и Зааминского лесничества. Ташкент: Изд-во Комитета наук, 1937. 40 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна, 2-е изд. Л., Наука, 1981. 263 с. — *Серебряков И. Г.* О морфогенезе жизненной формы стланца у туркестанского и казацкого можжевельника. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1954, т. 51, № 5, с. 41—51.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 1 X 1984

УДК 502.75 : 582.542.5 (477)		Бот. журн., т. 71, № 4

Т. Л. Андриенко, С. Ю. Попович

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ОХРАНА РЕДКИХ СООБЩЕСТВ *CLADIUM MARISCUS* И *SCHOENUS FERRUGINEUS* НА УКРАИНЕ

T. L. ANDRIENKO, S. Yu. POPOVICH. MODERN CONDITION AND PROTECTION OF THE RARE *CLADIUM MARISCUS* AND *SCHOENUS FERRUGINEUS* COMMUNITIES IN THE UKRAINE

Освещается современное состояние редких болотных сообществ *Cladium mariscus* и *Schoenus ferrugineus* на Украине. Описываются обнаруженные авторами последние местонахождения сообществ, их динамика, состояние и задачи охраны.

Изучение и охрана редких сообществ — одна из основных задач ботаников в настоящее время. Работа по изучению редких сообществ и составлению их Зеленой книги проводится и на Украине. Среди болотных сообществ УССР одними из наиболее редких являются сообщества *Cladium mariscus* (L.) Pohl и *Schoenus ferrugineus* L. — видов, относимых к третичным реликтам. Мы провели анализ распространения и современного состояния этих сообществ, поиски уцелевших местонахождений, а в 1983—1984 гг. — изучение и картирование обнаруженных популяций.

Наиболее редкими в УССР являются популяции *Cladium mariscus*. Ареал этого монтанно-океанического вида охватывает южную и среднюю Европу, северную и южную Африку, Австралию, Гавайские острова (Meusel e. a., 1965a, b). Некоторые авторы (Кречетович, 1932, 1940, 1941; Рожевиц, 1935) считают его европейско-переднеазиатским, а А. А. Гроссгейм (1940) относит его к средиземноморско-иранотуранским видам. В СССР встречаются два подвида: subsp. *mariscus* и subsp. *martii* (Roem. et Schult.) Egor. (Егорова, 1976). Первый отмечен в основном на северо-западе СССР (Ленинградская, Псковская области, Белорусская ССР, западная часть УССР), второй — в Причерноморье и в Западном Крыму (Тендровская коса, о. Джарылгач, мыс Феолент), а также в дельте Дуная (г. Вилково Одесской обл.). Эти приморские местонахождения сохранились и в настоящее время. Меч-трава произрастает здесь на солонцеватых морских побережьях.

Первый подвид с дизъюнктивным ареалом на территории Украины встречается преимущественно в Малом Полесье и на Волынском лёссовом плато. А. И. Барбарич (1962) считал, что существующие здесь реликтовые ценозы меч-травы среднесарматского возраста. Они были расположены вдоль берега миоценовых морей, который был здесь низким, с лагунами вдоль побережья, вода в них была насыщена карбонатами.

Барбарич (1962) проанализировал 15 имевшихся в то время местонахождений меч-травы, из которых 9 находились в Малом Полесье и на Волынском лёссовом плато, 2 — в смежных регионах Западной Подолии и 4 — в приморских районах.

В материковых экотопах меч-трава не всюду образовывала сообщества. Е. М. Брадис (Брадіс, 1969) описала ее сообщества в трех местонахождениях, Барбарич (1962) — в двух. Опубликованные этими авторами описания сообществ меч-травы имели обобщенный характер. Остались практически полностью неопубликованными описания конкретных участков с этими редкими сообществами, не проводилось их картирование. Это вызывает большое сожаление, так как широкие размеры осушительной мелиорации в западных областях УССР привели к концу 60-х годов к почти полному исчезновению сообществ меч-травы. В 1971—1975 гг. один из авторов данной статьи провела поиски этих редких сообществ на ряде болот Львовской и Ровенской областей, где они ранее указывались. Сообщества меч-травы на этих болотах обнаружены не были, высказывались опасения, что они уже утрачены (Андриенко, 1982).

В 1983 г. при обследовании территории, находящейся на границе Малого Полесья и Мизочского кряжа, мы обнаружили уцелевшие местонахождения меч-травы. В этом месте Мизочский кряж имеет вид неширокой, но четко вы-

раженной возвышенности, крутыми уступами обрывающейся к Малополесской равнине. Здесь она сужена, зажата между кряжем и Кременецкими горами. Ее ширина местами составляет 3—5 км (Геренчук, 1968). Среди заболоченных равнин имеются останцы бывшего общего Волыно-Подольского плато, покрытые лиственными лесами. Именно на этой территории у с. Устенское Второе Здолбуновского (в прошлом — Мизочского) р-на Ровенской обл. в долине р. Устье и были обнаружены уцелевшие местонахождения меч-травы, находящиеся друг от друга на расстоянии 4 км в урочищах Подзаставье и Залужье. Первое из них, расположенное ближе к селу, было найдено в 1952 г. и кратко описано Барбаричем (1962). Этот автор проводил исследования поймы до ее мелиорации в условиях большого обводнения ценозов, делавшего их непроходимыми. В то время сообщества меч-травы занимали в пойме довольно значительные площади. В настоящее время они сохранились лишь у подножий склонов, вытягиваясь иногда вдоль них на небольшое расстояние. Эти болота питаются подземными водами окружающих их берегов, богатых минеральными веществами. Глубина торфа на этих участках обычно достигает 4 м, торфа низинные, высокозольные.

Сообщества *Cladium mariscus* четко выделяются из-за серо-зеленой окраски растений. К середине лета верхние части листьев подсыхают, создавая своеобразный рыжий аспект. Популяции имеют хорошо очерченные контуры, резко выделяются на фоне окружающих сообществ. В урочище Подзаставье сообщества, находясь в условиях достаточного увлажнения (здесь часто вода, обогащенная карбонатами, выклинивается на поверхность), сохранили естественное состояние, а в урочище Залужье, частично затронутом влиянием осушения, они несколько трансформированы.

Монодоминантные сообщества *C. mariscus* в украинской геоботанической литературе не описаны. Это связано, вероятно, с тем, что в то время, когда проводилось обследование этих сообществ (50—60-е годы), они уже в большинстве своем были несколько трансформированы под влиянием мелиорации.

Естественные сообщества *C. mariscus*, описанные нами, представляют собой густые монодоминантные заросли. Покрытие их травостоя — 95—100 %, высота первого основного яруса достигает 120—130 см. Единично встречаются кусты *Salix cinerea* L., *S. aurita* L., *S. purpurea* L., а также поросль *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., достигающая высоты 1.5—2 м. Покрытие *Cladium mariscus* — 70—75 %, он образует основной первый подъярус. Другие виды в нем единичны, это — *Eupatorium cannabinum* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Cirsium palustre* (L.) Scop., *C. rivulare* (Jacq.) All. Второй разреженный подъярус с покрытием 5—10 % составляют *Schoenus ferrugineus*, *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., единично встречаются *Carex vaginata* Tausch, *Hypericum tetrapterum* Fries, *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.

Ассоциация *Cladium mariscus* включает 15 видов. Моховой ярус не выражен, имеется хорошо выделяющийся слой неразложившихся остатков. Торфяных отложений нет, сообщества формируются на болотистых карбонатных почвах. Все это свидетельствует о том, что *C. mariscus* по своей природе скорее прибрежно-водный, чем болотный вид. На территории Белоруссии он образует заросли по берегам озер Глубля, Глубелька и Ячменец (Парфенов и др., 1980). W. Szafer (1959) отметил его в мелкоглубинных сильноэвтрофных водоемах вместе с *Najas marina* L., *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., *Zannichellia palustris* L. Монодоминантные сообщества *C. mariscus*, описанные нами, формировались на сильно обводненных участках болот с еще не отложившимся слоем торфа. На торфяных залежах этот вид господствует вместе с другими видами, внедряющимися под его покров, прежде всего с *Schoenus ferrugineus*. Такие сообщества описали Брадис (Брадіс, 1969) и Барбарич (1962), в них травостой более разрежен — 60—70, покрытие доминанта — 25—50, содоминанта — *S. ferrugineus* — 20—40 %. Обращает на себя внимание наличие в этих сообществах не только болотных, но и лугово-болотных и луговых видов, таких как *Carex nigra* (L.) Reichard, *C. flava* L., *C. panicea* L., *Agrostis stolonifera* L., *Lycopus europaeus* L., *Parnassia palustris* L. В таких сообществах хорошо выражен моховой ярус с преобладанием видов-кальциефилов: *Drepanocladus lyco-*

podioides (Schwägr.) Warnst., *D. revolvens* (C. Müll.) Warnst., *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange et C. Jens., *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb.

Мы описали в урочище Залужье сообщества *Cladium mariscus*, подвергнутые неинтенсивному осушению. Здесь участок с ценозами *C. mariscus*, отделенный от крутого коренного берега полосой ольшаника, перерезан старой мелиоративной канавой, частично зарегулированной. Обводнение ценозов много ниже на участках, прилегающих к канаве, торф здесь сверху подсушен. На таких участках преобладают мечтравово-схенусовые ценозы (асс. Cladium mariscus—Schoenus ferrugineus). Это свидетельствует о том, что такие сообщества сменяют монодоминантные ценозы на менее обводненных участках, где, как правило, выражен слой торфа. В ценозах травостой густой (90—95 %), четко дифференцированный на два подъяруса. Первый образует *Cladium mariscus*, который достигает высоты 45—90 см, но частично угнетен, плодоносит лишь небольшое число экземпляров. С ним единично произрастают *Phragmites australis*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Solidago canadensis* L. Второй подъярус высотой 35—40 см образует *Schoenus ferrugineus* с примесью *Molinia caerulea* (10 %), *Carex davalliana* Smith, *Potentilla erecta*, *Lycopus europaeus*. Единично встречаются такие луговые виды, как *Poa trivialis* L. и *Potentilla reptans* L. В нем значительна примесь *Molinia caerulea*, что тоже свидетельствует об олуговении травостоя; большое участие этого вида отмечают также Барбарич (1962) и Брадис (Брадіс, 1969). В урочище Залужье также описаны сообщества *Cladium mariscus*, произрастающие на слабо осушенных экотопах со значительным участием луговых видов, но без выраженного яруса *Schoenus ferrugineus*. В густом травостое (95 %) *C. mariscus* составляет основную часть (85—90 %), с покрытием 2—3 % встречаются *Molinia caerulea* и *S. ferrugineus*.

Единично отмечены многочисленные виды разнотравья, среди которых преобладают лугово-болотные и луговые — *Lythrum salicaria* L., *Succisa pratensis* Moench, *Carex flava*, *Potentilla erecta*, *Lysimachia vulgaris* L. Моховой ярус не выражен. Описанные ассоциации *Cladium mariscus* составляют следующий экологический ряд по уменьшению увлажнения экотопа: *Cladium mariscus* → *C. mariscus* с участием луговых видов → *C. mariscus—Schoenus ferrugineus*. Далее они трансформируются в сообщества *S. ferrugineus* с содоминированием *Molinia caerulea* и в сообщества последнего вида с небольшим участием *S. ferrugineus*. Такие ценозы описаны на наиболее подсушенных участках этих болот.

Вследствие своих биоморфологических особенностей (жесткие ткани, способность образовывать густые дернины, хорошо развитая корневая система) *Cladium mariscus* имеет тенденцию в благоприятных условиях образовывать моновидовые сообщества. При естественном развитии болот, по мере накопления слоя торфа и перехода болота от эвтрофной стадии в мезотрофную, популяции *C. mariscus* разреживаются и со временем вид исчезает из данных экотопов. Мы отметили способность вида хорошо восстанавливаться после пожара. После сгорания густого слоя ветоши минерализуется поверхность почвы и создаются лучшие условия для возобновления вида. Вероятно, в прошлом на болотах с преобладанием *C. mariscus* имели место как многочисленные случайные пожары, так и намеренное выжигание сухого травостоя. Возможно, необходимо с целью стабилизации сообщества применять поздней осенью периодические выжигания.

Schoenus ferrugineus — вид, ареал которого расположен в основном в Средней Европе; к северу и востоку от основной его части имеются островные местонахождения. Некоторые из них находятся на северо-западе и западе европейской части СССР (Meusel e. a., 1965a, b). Один из восточных островов расположен в западной части УССР и прилегающей к ней части территории ПНР. Местонахождения в УССР сосредоточены в Малом Полесье, на Волынском лёссовом плато и в Подолии. Большинство их до настоящего времени не сохранилось. До наших исследований они были описаны в последний раз в 1977 г. Л. С. Балашовым на болоте Длинный Берег в Летичевском р-не Хмельницкой обл. (Балашов и др., 1982). Исследованные нами сообщества *S. ferrugineus* выявлены в нескольких местах в пойме р. Устье у с. Устенское Второе Здолбуновского р-на Ровенской обл. и в пойме р. Збитеньки на болоте Бущанском у с. Батьковцы Острожского р-на той же области.

Как и *Cladium mariscus*, *Schoenus ferrugineus* произрастает в УССР на болотах с богатым питанием, чаще всего залегающих на мелах или других карбонатных породах, он менее влаголюбив и чаще образует сообщества, особенно в настоящее время, когда бо́льшая часть экотопов уже подсушена. Дернины *S. ferrugineus*, имеющие ржавый цвет, четко выделяются среди других болотных сообществ.

Брадис (Брадіс, 1969) выделила и описала четыре группы ассоциаций схенусовой формации: тростниково-схенусово-гипновую, схенусово-гипновую, осоково-схенусово-гипновую и молиниево-схенусово-гипновую. Все они были описаны нами на вышеназванных болотах Ровенской обл., была описана также схенусовая ассоциация.

В наиболее обводненных экотопах встречаются ценозы тростниково-схенусово-гипновой ассоциации. Слой торфа под ними достигает 2—3 м, вода во влажные годы насыщает моховой покров и стоит в понижениях. В таких условиях древесный ярус не выражен, встречаются единичные деревья *Betula pubescens* Ehrh. Травостой среднегустой (75 %), четко дифференцированный на 2 подъяруса. Верхний — высотой до 150 см — образует разреженный *Phragmites australis* (20 %), нижний — высотой до 60—70 см — в основном — *Schoenus ferrugineus*. Единично в нижнем ярусе встречаются другие болотные виды — *Carex omskiana* Meinsh., *C. limosa* L., *C. vaginata*, *Epipactis palustris*, *Menyanthes trifoliata*. Моховой покров хорошо выражен — 80—90 %, его образуют преимущественно *Drepanocladus revolvens*, *Campylium stellatum*, *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske. Был обнаружен в этих сообществах редкий вид *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr., свойственный карбонатным болотам.

Монодоминантные сообщества *Schoenus ferrugineus* занимают на этих болотных участках наибольшие площади. Они формируются невдалеке от мелиоративных каналов. Травостой довольно густой (90 %), хорошо дифференцирован на три подъяруса, из которых основным является второй, образованный доминантом. Первый разреженный подъярус высотой 60—65 см образуют *Cirsium rivulare*, *C. palustre*, *Valeriana officinalis* L. *Lythrum salicaria*, *Eupatorium cannabinum*, *Carex hartmanii* Cajand. Второй подъярус высотой 35—40 см, кроме доминанта, покрытие которого достигает 50—60 %, образуют многочисленные лугово-болотные и болотные виды — *Carex panicea*, *C. davalliana*, *Parnassia palustris*, *Galium uliginosum* L., *Eriophorum polystachion* L. Третий, разреженный подъярус высотой 10—20 см образуют *Leontodon hispidus* L., *Lycopus europaeus*, *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath, иногда в нем встречается *Pinguicula vulgaris* L. Моховой покров обычно негустой — 40—50 %, он состоит из *Drepanocladus revolvens* и *Calliergonella cuspidata* с примесью других видов.

Эти сообщества на участках с более интенсивным осушением, прилегающие к мелиоративным каналам, претерпевают дальнейшую трансформацию. Моховой покров разреживается (20—30 % и менее), в травостой внедряются луговые злаки — *Briza media* L., *Festuca rubra* L., другие луговые виды — *Prunella vulgaris* L., *Linum catharticum* L.

Схенусово-молиниевые ценозы формируются на сильно дренированных участках. В этих сообществах в настоящее время преобладает *Molinia caerulea*, значительное участие принимают в них мелкие осоки и другие вышеназванные лугово-болотные и луговые виды. Моховой покров на этих участках не выражен. Вышеохарактеризованные ассоциации образуют в зависимости от уменьшения увлажнения следующий экологический ряд: Phragmites australis — Schoenus ferrugineus → S. ferrugineus — Hypneta → S. ferrugineus → S. ferrugineus+Molinia caerulea.

При проведении наблюдений над сообществами *Schoenus ferrugineus* в дождливый 1983 и в сухой 1984 гг. установлено, что лучшее развитие вид имел в более сухой сезон, и это определяет его распространение на частично осушенных участках. Сообщества *S. ferrugineus*, отличающиеся плотной дерновиной, устойчивы к выпасу, сенокошение на них практически не проводится.

Таким образом, в настоящее время сохранились в основном дериваты исходных мечтравовых и ржавосхенусовых сообществ. При установлении режима заповедания и принятия возможных мер к стабилизации гидрологического

режима (например, консервации осушительной сети вблизи их) начнутся демутационные процессы. Очень важно сохранить существующие редкие сообщества *Cladium mariscus* и *Schoenus ferrugineus*, возможно, последние на территории УССР. Ближайшие местопроизрастания *C. mariscus* охраняются в Белоруссии (Парфенов и др., 1980) и ПНР (Szafer, 1959). *C. mariscus* в исследованном нами районе в настоящее время не охраняется. Предложены для охраны два вышеназванных участка как две части проектируемого памятника природы республиканского значения (Устенский). Для охраны редких сообществ *Schoenus ferrugineus* создан государственный заказник Бущанский в Острожском р-не Ровенской обл., предложены для охраны болота Длинный Берег в Тернопольской обл. и Угневское во Львовской обл. Необходимо выявление новых местонахождений этих редких сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Андриенко Т. Л. Изменение флоры болот УССР под влиянием мелиорации. Редкие виды флоры болот УССР. — В кн.: *Балашев Л. С.*, *Андриенко Т. Л.*, *Кузьмичев А. И.*, *Григора И. М.* Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации. Киев: Наук. думка, 1982, с. 49—97. — *Балашев Л. С.*, *Андриенко Т. Л.*, *Кузьмичев А. И.*, *Григора И. М.* Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации. Киев: Наук. думка, 1982. 292 с. — *Барбарич А. I.* Меч-трава болотна — третинний релікт на південній межі Українського Полісся. — Укр. бот. журн., 1962, т. 19, № 4, с. 71—78. — *Брадіс Є. М.* Рослинний покрив боліт УРСР. — В кн.: Рослинність УРСР. Болота. Київ: Наук. думка, 1969, с. 34—133. — *Геренчук К. И.* Малое Полесье. — В кн.: Физико-географическое районирование Украинской ССР. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968, с. 165—173. — *Гроссгейм А. А.* Род *Cladium*. — В кн.: Флора Кавказа. Т. 2. Баку: Изд-во АзФАН, 1940, с. 27. — *Егорова Т. В.* Род Меч-трава — *Cladium* P. Br. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 128—129. — *Кречетович В. И.* Род *Cladium*. — В кн.: Флора Туркмении. Т. 1, вып. 2, 1932, с. 227. — *Кречетович В. I.* Рід *Cladium* Patr. Br. — В кн.: Флора УРСР. Т. 2, 1940, с. 442. — *Кречетович В. И.* Род *Cladium* — В кн.: Флора Узбекистана. Т. 1, 1941, с. 346. — *Парфенов В. И.*, *Рыковский Г. Ф.*, *Вынаев Г. В.* Заказники и другие заповедные территории Белорусской ССР. — В кн.: Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. Киев: Наук. думка, 1980, с. 275—284. — *Рожевиц Р. Ю.* Род *Cladium*. — В кн.: Флора СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 101—102. — *Meusel H.*, *Jäger E.*, *Weinert E.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Text. Jena: G. Fischer, 1965a. 583 S. — *Meusel H.*, *Jäger E.*, *Weinert E.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Karten. Jena: G. Fischer, 1965b. 258 S. — *Szafer W.* Szata róslinna Polski. Warszawa: Państwowe wyd-wo naukowe, 1959, T. 1. 586 S.; T. 2. 333 S.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 14 III 1985.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 581

СЕМЕН ГРИГОРЬЕВИЧ САAКОВ (1903—1984)

G. I. RODIONENKO, V. S. SAAKOV. SEMEN GRIGORYEVICH SAAKOV (1903—1984)

11 декабря 1984 г. на 82-м году жизни скоропостижно скончался старейший сотрудник Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР доктор биологических наук Семен Григорьевич Саакян (Сааков).

Молодые годы С. Г. прошли в Тбилиси, где он получил среднее и высшее образование, закончив в 1927 г. сельскохозяйственный факультет Тбилисского политехнического института. В эти годы он был учеником профессора П. М. Жуковского, дружеские отношения с которым поддерживал в течение долгого времени. На Кавказе прошли первые годы самостоятельной практической деятельности будущего ученого. В период работы в Сухумском отделении Всесоюзного института растениеводства (ВИР) и на Краснодарской станции эфирномасличных и лекарственных растений, где впервые испытывались многочисленные интродуценты, определилось главное направление дальнейшей работы С. Г. — обогащение культурной флоры нашей страны. Это направление было продолжено им и во Всесоюзном институте лекарственных растений, куда он перешел в 1930 г.

В Ленинград С. Г. приехал в 1931 г., когда, закончив работу по выведению сортов неосыпающегося тмина, был приглашен академиком Н. И. Вавиловым в ВИР. Здесь определился и главный объект его интродукционной деятельности — декоративные растения.

В 1937 г. С. Г. был приглашен в Ботанический институт АН СССР, где в его ведении оказалось оранжерейное хозяйство Ботанического сада.

Сохранение размещенных в 25 оранжереях крупнейших в СССР коллекций тропических и субтропических растений стало основным делом С. Г. С 1937 г. и по день своей смерти (не считая годы войны) он с большой любовью следил за коллекциями растений, собранными во всех частях планеты, что в наших северных широтах было очень трудным делом. Огромным моральным стимулом был для него тот постоянный интерес, который проявляют посетители Ботанического сада к коллекционным фондам оранжерей БИНа.

С первых дней Великой Отечественной войны коммунист С. Г. Сааков находится в рядах действующей армии. В статье «Большевик, ученый, боец» во фронтовой газете «Знамя Советов» от 11 октября 1941 г. описан один из эпизодов возвращения С. Г. из тыла врага, когда произошло столкновение их группы с фашистским патрулем. Тот, кто знал С. Г. последние 40 лет, вряд ли мог себе представить, что этот мягкий, тихий человек мог в течение суток четырежды пересекать линию фронта, выполняя ответственные задания командования. Военный Совет Северо-Западного фронта от имени Президиума Верховного Совета СССР наградил батальонного комиссара С. Г. Саакова орденом Красной Звезды, о чем было сообщено в рубрике «В последний час» в газете «На врага» от 20 февраля 1942 г. Вторым орденом — Отечественной войны 2-й степени — С. Г. был награжден в 1944 г.

Войну подполковник С. Г. Сааков закончил в Берлине, где сразу же началась его активная работа по ликвидации последствий военной разрухи в Советской зоне оккупации Германии. Эта его деятельность и послевоенные научные связи с немецкими учеными, а также творческие достижения были оценены

правительством и Академией наук ГДР; к 35-той годовщине окончания войны он был удостоен золотой медали им. Иоганнеса Бехера. В послевоенные годы заслуги ученого были отмечены нашим Правительством орденом Трудового Красного Знамени.

В 1950 г. С. Г. вернулся в Ботанический институт и в 1952 г. защитил докторскую диссертацию. Плодотворная деятельность С. Г. в качестве ботаника-интродуктора отражена в его многочисленных статьях и монографиях. В монографии «Пальмы и их культура в СССР» (1954 г.) С. Г., используя главным образом признаки вегетативной сферы пальм, обосновал новую систему семейства пальмовых. Розам он посвятил две книги: «Розы» (1973 г.) в соавторстве с Д. А. Риекста и «Садовые и дикорастущие розы», которая была издана в Берлине в 1976 г.

В обеих книгах особое внимание уделено анализу происхождения культурных форм роз и роли в этом сложном процессе гибридизации и почковых мутаций.

Многие работы С. Г. посвящены вопросам декоративного цветоводства. Большинство опубликованных материалов стало практическим руководством для работников цветочных хозяйств страны. Ряд лет С. Г. читал курс цветоводства в Ленинградском сельскохозяйственном институте.

С. Г. поддерживал многочисленные контакты с учеными разных стран. Он неоднократно бывал в Болгарии, ГДР, Франции, ФРГ и других странах. Впечатления от поездок в Голландию, Францию и ГДР легли в основу его книги «Цветоводство за рубежом» (1966 г.), написанной в соавторстве с Н. П. Николаенко.

Яркие впечатления остались у С. Г. от его поездок на Кубу, в Индонезию, Малайзию и о. Комодо. Из своих поездок он привозил ценные для Ботанического сада коллекции образцов.

В последние годы жизни С. Г. много работал со своим любимым объектом — розами. Его работы по культуре этого растения широко известны у нас в стране и за рубежом. В качестве эксперта он многократно выезжал в ФРГ и Францию, где принимал участие в международной оценке сортов роз новейшей селекции.

С. Г. был первым директором павильона СССР на международной выставке садоводства в Эрфурте (ГДР) в 1961 г.

Последней книгой, которая отняла у С. Г. много сил, была монография «Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними» (1983 г.).

С. Г. был южанин, но он любил Ленинград, его парки и сады и много сил отдавал их озеленению. До поздней осени цветут в наших парках любимые им розы.

Добрую память о делах и жизни коммуниста и ученого Семена Григорьевича Саакяна (Саакова) на долгие годы сохранят его многочисленные друзья и ученики.

Г. И. Родионенко, В. С. Сааков.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 8 IV 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : (581.526.33+633.2.03) (437.2)

K. Rybniček, E. Balátová-Tuláčková, R. Neuhäusl. Přehled rostlinných společenstev rašelinišť mokřadnich luk Československa. — Praha: Academia nakladatelstvi Československé akademia véd, 1984. 124 S. (**К. Рибничек, Е. Балатова-Тулачкова, Р. Неухаузл. Обзор растительных сообществ торфяных болот и влажных лугов Чехословакии.** Прага, 1984).

B. M. MIRKIN, A. I. SOLOMESCH. *RIBNICHEK K., BALATOVA-TULACHKOVA E., NEUHAUSL R.* THE REVIEW OF PLANT ASSOCIATIONS OF PEAT BOGS AND DAMP MEADOWS OF CHECHOSLOVAKIA. 1984.

Книга продолжает серию монографических обзоров растительности Чехословакии, подготовленных в последние годы, и хорошо дополняет монографию о растительности Чешской социалистической республики (Moravec a kol., 1983), которая недавно была предметом анализа авторов (Миркин, Соломещ, 1985а). В рецензии на эту работу мы показали основную тенденцию развития фитоценологии в ЧССР — резкое возрастание числа синтаксонов за счет уменьшения их объема, отход от догмата о разделении диагностических видов на характерные и дифференцирующие. В рецензируемой монографии можно проследить ту же тенденцию на примере растительности трех классов — Scheuchzerio-Caricetea fuscae Tx. 1937 (автор K. Rybniček), Oxycocco-Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 1943 (автор R. Neuhäusl), Molinio-Arrhenatheretea Tx. 1937 (автор Balatová-Tuláčková). Если в монографии Moravec a kol. группы индикаторных видов были показаны только для союзов, то в рецензируемой работе они указаны для синтаксонов всех рангов, включая ассоциации. Поскольку уровень фитосоциологического обобщения растительности в ЧССР очень высок и все упоминаемые ассоциации ранее опубликованы с приведением таблиц, монография составлена по типу конспекта, где в текстовой форме для каждой ассоциации приведены списки индикаторных (=диагностических) видов и вся необходимая информация о сообществах — физиономия, вариабельность, сингдинамика, местообитания, контактные сообщества и значение.

Авторы подчеркивают сужение объема ассоциации: «Синтаксономические единицы авторы понимают более узко, чем принято, так как они убедились, что таким способом ограниченные сообщества могут быть использованы для индикации условий местообитания. . . Ассоциации характеризуются не только этими (характерными и дифференциальными) видами, но и другими, имеющими высокую константность» (с. 117). Показателем этого является непрекращающийся поток новых ассоциаций. В рецензируемой работе охарактеризована 71 ассоциация, из них 23 установлены или преобразованы после 1972 г.

Книга дает хорошую возможность оценить особенности классификационного подхода фитосоциологов ЧССР и выявить, насколько индивидуальна комбинация индикаторных видов для каждой ассоциации, насколько в них велика роль таксонов из высших синтаксономических единиц, имеется ли специфика при выделении ассоциаций в разных классах и, наконец, насколько разграничены сами классы, так как ряд Oxycocco-Sphagnetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Molinio-Arrhenatheretea представляет собой континуум изменения растительности вдоль комплексного градиента увлажнения и повышения богатства почвы.

Для ответа на эти вопросы авторы проанализировали приводимые списки и составили ряд таблиц, фрагменты которых даны в рецензии. В таблице по-

казаны объем и структура групп индикаторных видов. Поскольку число ассоциаций в классах Oxycocco-Sphagnetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Molinio-Arrhenatheretea велико, соответственно 9, 40 и 22, мы приводим данные лишь для ассоциаций отдельных союзов.

Очевидны различия в классификации разных классов, проистекающие из природы их растительности. В классе Oxycocco-Sphagnetea видовая насыщенность, естественно, ниже, чем в Scheuchzerio-Caricetea fuscae, и тем более чем в классе Molinio-Arrhenatheretea. Соответственно и возможности для отбора индикаторных видов также меньше. По этой причине число видов, использованных для диагноза ассоциаций в классах Oxycocco-Sphagnetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae, Molinio-Arrhenatheretea, находится в пределах соответственно от 3 до 15, от 4 до 41 и от 7 до 38, в среднем — 8, 18 и 17.

Во всех случаях значительное число видов ассоциаций повторяет виды высших единиц: союзов, порядков, класса. Это вполне понятно, в классе индикаторные виды встречаются в достаточно широком диапазоне условий с невысоким постоянством и покрытием, а в ассоциациях они «центрированы» в понимании Р. Х. Уиттекера (1980), т. е. имеют максимальные и постоянство, и покрытие. При этом некоторые виды класса указываются как индикаторные для порядков и союзов. Так, *Carex nigra* и *Bryum pseudotriquetrum*, включенные в группу индикаторных видов класса Scheuchzerio-Caricetea fuscae, являются также индикаторными для союза Caricion fuscae Koch 26 em. Klika 34. Вид *Tomenthypnum nitens*, индикаторный для порядка Caricetalia fuscae Koch 26 em. Nordh. 36, входит также в индикаторную группу союза Sphagno warnstorfiani-Tomenthypnion Dahl 57 и т. д. E. Balátová-Tuláčková этот принцип не использует. Большое видовое богатство позволило ей отобрать «свои» виды для класса, порядка, союза, хотя они повторно привлекаются при различении ассоциаций.

Степень флористической контрастности ассоциаций во всех классах различна. В классе Oxycocco-Sphagnetea доля видов, используемых для диагноза 1—2 ассоциаций, составляет 71 %, в классе Scheuchzerio-Caricetea fuscae — 17, Molinio-Arrhenatheretea — 15. В этом случае, как мы полагаем, проявляется не только своеобразие растительности, но и особенности подходов разных авторов. Balátová-Tuláčková выделяет ассоциации дробного объема и широко привлекает доминанты. Это очевидно из других ее работ (Balátová-Tuláčková, 1979, 1983a, b) (см.: Миркин, Соломещ, 1985 б), которые обобщены в рецензируемой монографии. Из 22 охарактеризованных ею ассоциаций 12 установлены после 1972 г. Аналогичен, видимо, подход K. Rybniček, у которого из 40 приводимых для класса Scheuchzerio-Caricetea fuscae ассоциаций 6 установлены после 1972 г.

Более традиционно подошел к этой проблеме R. Neuhäusl при классификации класса Oxycocco-Sphagnetea. Приводимые им ассоциации значительно четче различаются по флористическому составу. Во многом это связано и с преобладанием в системе этого класса ассоциаций, выделенных еще до 1933 г., когда процесс сужения объема ассоциаций еще не начался. Отметим, что новые ассоциации хуже отграничены друг от друга. Так, в группах индикаторных видов ассоциаций, установленных до 1969 г., среднее число видов, использованных для диагноза 1—2 ассоциаций, составляет 28 %. Этот же показатель для ассоциаций, установленных после 1972 г., равен уже только 12 %.

В целом эколого-флористические различия классов очень велики, тем не менее понятно, что на правах дифференцирующих видов часть флоры может одновременно встречаться в смежных классах. Какова же эта часть в количественном отношении? Не приводя специальной таблицы, укажем только число видов, использованных для различения синтаксонов всех рангов, которые оказались общими для двух и даже трех классов. Для классов Oxycocco-Sphagnetea, Scheuchzerio-Caricetea fuscae и Molinio-Arrhenatheretea в монографии упомянуты соответственно 58, 237 и 99 индикаторных видов. Общими для Oxycocco-Sphagnetea и Scheuchzerio-Caricetea fuscae оказались 20 видов, для Scheuchzerio-Caricetea fuscae и Molinio-Arrhenatheretea — 65. Для классов Oxycocco-Sphagnetea и Molinio-Arrhenatheretea, представляющих собой противоположные части комплексного градиента увлажнения и богатства почвы,

Флористическая обособленность ассоциаций разных классов (фрагмент)

Критерии различения	Классы																			
	Oxycocco-Sphagnetea				Scheuchzerio-Caricetea fuscae										Molinio-Arrhenatheretea					
	союзы																			
	Oxycocco-Empetrion hermaphroditi Nordh. 36				Caricion davallianae Klika 34						Sphagno warnstorfiani-Tomenthypnion Dahl 57				Calthion Tx. 37 em. Bal.-Tul. 78, Calthenion (Tx. 37) Bal.-Tul. 78					
	№ ассоциации																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Число индикаторных видов ассоциаций	3	12	3	4	8	18	21	30	24	18	32	28	34	41	14	14	12	7	25	38
в том числе видов высших синтаксонов	3	8	3	3	6	15	12	21	15	7	25	26	24	30	11	12	9	4	15	26
Доля видов, использованных для диагноза 1—2 ассоциаций, %	100	83	67	75	13	33	5	27	25	22	6	4	12	15	21	7	8	0	8	16
Доля видов, использованных для диагноза 3 и более ассоциаций, %	0	17	33	25	87	67	95	73	75	78	94	96	88	85	79	93	92	100	92	84

Примечание. Название ассоциаций: 1. Scirpo caespitosi-Sphagnetum compacti Warén 26; 2. Sphagno robusti-Empetretum hermaphroditi Hadač et Váňa 67 em. Neuhäusl; 3. Empetro hermaphroditi-Sphagnetum fusci Du Rietz 26; 4. Chamaemoro-Pinetum mughi (Zlatnik 28) Hadač et Váňa 67; 5. Juncetum subnodulosi Koch 26; 6. Eleocharitetum pauciflorae Lüdi 21; 7. Valeriano dioicae-Caricetum davallianae (Kuhn 37) Moravec 64; 8. Valeriano simplicifoliae-Caricetum davallianae Moravec 66; 9. Schoenetum nigricantis Koch 26; 10. Seslerietum uliginosae (Palmgren 16) Soó 41; 11. Sphagno warnstorfiani-Eriophoretum latifolii Rybniček 74; 12. Sphagno-Caricetum lasiocarpae Steffen 31 em. Rybniček 74; 13. Sphagno-Caricetum appropinquatae (Šmarda 48) Rybniček 74; 14. Sphagno warnstorfiani-Caricetum davallianae Rybniček ass. nova; 15. Crepido-Juncetum acutiflori Oberd. 57; 16. Scirpetum silvatici Ralski 31; 17. Scirpo-Juncetum filiformis (Tx. 37) Oberd. 57; 18. Junco filiformi-Polygonetum Bal.-Tul. 81; 19. Polygono-Cirsietum palustris Bal.-Tul. 74; 20. Angelico-Cirsietum palustris Bal.-Tul. 73.

общими оказались два вида *Carex nigra* и *Aulacomnium palustre*. Эти же два вида, естественно, являются общими для всех трех классов.

Заканчивая рецензию, остается дать общую оценку книге. Безусловно, как и в работе Moravec a kol. (1983), можно отметить высокий уровень интегрирования представлений о растительности, что свидетельствует о ее прекрасной изученности в ЧССР. Можно приветствовать и тенденцию отхода от догмата характерных видов. Приводимые списки индикаторных видов включают весь блок диагностических видов в понимании сторонников Браун-Бланке: характерные, дифференцирующие и константные, причем совершенно очевидно, что в списках преобладают именно константные виды. Быть может, в этом и недостаток работы, затрудняющий ее использование на практике. Группы индикаторных видов так сильно перекрыты, что опознавать их в природе трудно. В этом отношении тот вариант синтеза, который предпринят W. Matuszkiewicz (1981) (см.: Миркин, Наумова, 1984) для растительности Польши, более приемлем и удобен в работе. Кстати, выключение группы собственно диагностических видов (без константных) эффективно регулирует объем ассоциации и служит препятствием к «крайнему перфекционизму» в понимании Х. Вальтера (1982), который проявляется в работах фитоценологов ЧССР.

Рецензируемая монография интересна для советского читателя, так как растительность в условиях избыточного увлажнения в меньшей мере меняется вдоль градиента континентальности и потому многие из описанных в книге сообществ имеют в СССР близкие аналоги. Тем не менее использование опыта чехословацких коллег должно быть творческим: принимая отказ от догмата характерных видов, советским фитоценологам вряд ли целесообразно выделять столь дробные ассоциации, поскольку территория нашей страны несоизмеримо больше территории ЧССР и при дробном понимании объема ассоциации их число станет чрезмерно большим и тем самым будет утеряно одно из основных достоинств системы Браун-Бланке — обозримость классификации вследствие укрупненного объема растительных ассоциаций и четкости их опознания в природе по диагностическим видам.

ЛИТЕРАТУРА

Вальтер Х. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 261 с. — *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* (*Рец.*) *В. Матушкевич.* Руководство для определения растительных сообществ Польши. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 110—113. — *Миркин Б. М., Соломещ А. И.* (*Рец.*) Моравец и др. (1983). Растительные сообщества Чешской Социалистической Республики и опасность их исчезновения. — Бот. журн., 1985а, т. 70, № 12, с. 1718—1722. — *Миркин Б. М., Соломещ А. И.* (*Рец.*) Экологические и фитосоциологические исследования сообществ влажных лугов Чехословакии. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1985б, т. 90, № 6, с. 145—147. — *Уиттекер Р. Х.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с. — *Balátová-Tuláčková E.* Synökologische Verhältnisse der *Filipendula ulmaria* — Gesellschaften NW — Böhmens. — Folia Geobot. et Phytotax., Praha, 1979, vol. 14, N 3, p. 225—258. — *Balátová-Tuláčková E.* Feuchtwiesen des Landschaftschutzgebietes Jizerske hory. I. — Folia Geobot. et Phytotax., 1983a, vol. 18, N 2, p. 113—136. — *Balátová-Tuláčková E.* Feuchtwiesen des Landschaftschutzgebietes Jizerské hory. II. — Folia Geobot. et Phytotax. 1983b, vol. 18, N 3, p. 247—285. — *Matuszkiewicz W.* Przewodnik do oznaczania zbirovisk roślinnych Polski. Warszawa, 1981. 298 p. — *Moravec I. a kolektiv.* Rostlinna společenstva Česke Socialistické republiky a jejich ohroženi. — Severočeskou přirodou, Přiloha, 1983, N 1, Litoměřice. 128 p.

Б. М. Миркин, А. И. Соломещ.

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 4 III 1985.

CONTENTS

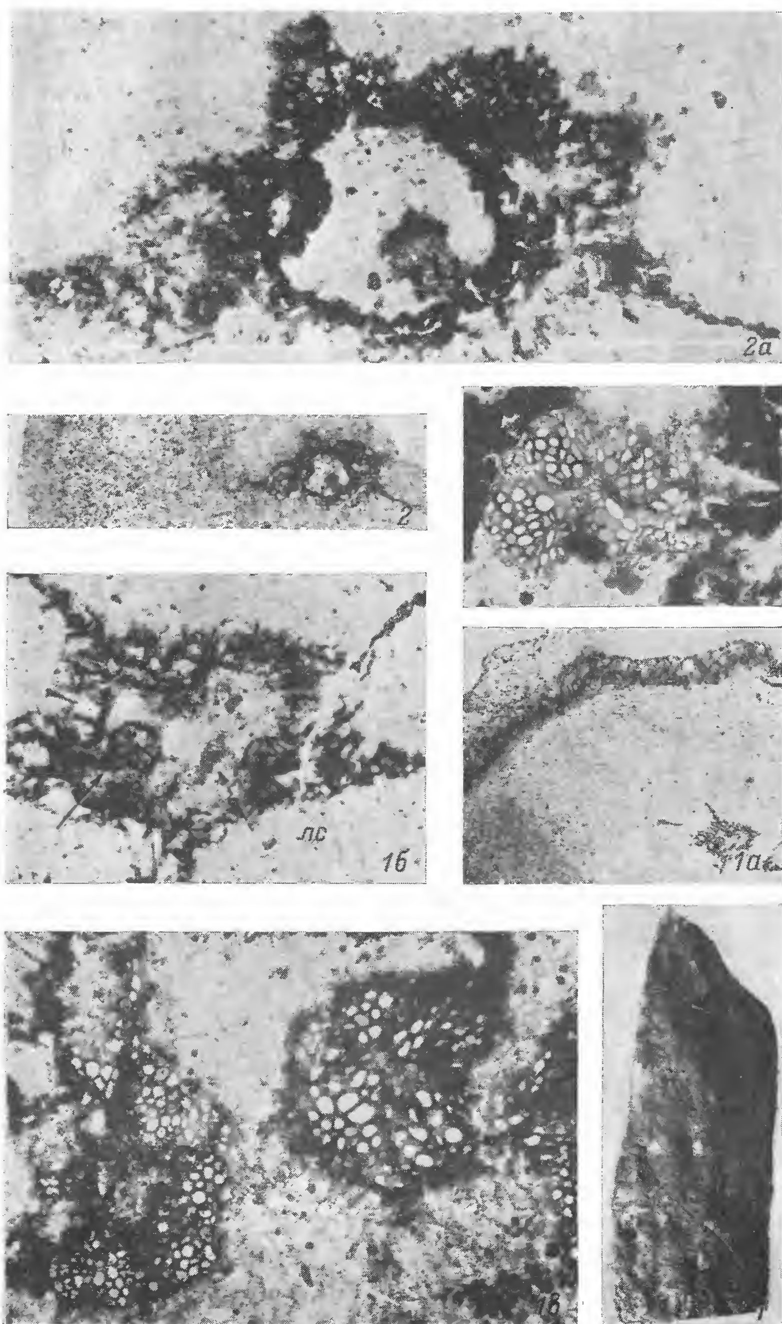


Таблица.

1 — фрагмент стебля, сохранившегося в виде «каменного ядра», обр. 1/12 394, нат. вел.; *1а* — часть поперечного среза этого стебля, видны наружная кора и стела с примыкающей к ней внутренней корой и трабекулы, препарат 1/12 394/1а, ×4; *1б* — поперечный срез стелы, слева *стрелкой* обозначена ксилема, *лс* — коллатеральный пучок листового следа до вхождения в стеблевую стелу, препарат тот же, ×30; *1в* — фрагмент того же среза, в центре — стела стебля с четырьмя тяжами ксилемы, справа и слева — листовые следы, ×120; *1г* — участок поперечного среза проводящей системы стебля, изображенного на *1б*, и трансфузионной ткани, обозначенной *стрелкой*, ×750; *1д* — поперечный срез листового следа (*лс* на *1б*), ×450; *2*, *2а*, *2б* — общий вид стелы стебля и внутренней коры с обрывками трабекул на поперечном срезе другого стебля, препарат 2/12 394/1а. Увел.: *2* — 4, *2а* — 20, *2б* — 120. *3* — тангентальный срез стелы и примыкающей к ней внутренней коры, видны листовые следы (на фотографии темные), препарат 1/12 394/9в, ×6; *3а* — косой срез мезархного листового следа, *стрелкой* указаны предполагаемые клетки флоэмы, препарат 1/12 394/3в, ×90; *4* — продольный срез эндодермы, клетки которой заполнены темным содержимым и образуют трабекулы, препарат 1/12 394/9в, ×750; *5* — продольный срез сетчатых и точечных трахеидоподобных трансфузионных клеток, препарат 1/12 394/13в, ×750; *6* — участок продольного среза метаксилемы и паренхимных клеток листового следа, препарат 1/12 394/12в, ×750; *7* — лестничные трахеиды метаксилемы листового следа с фимбриллами, препарат 1/12 394/12в, ×750.

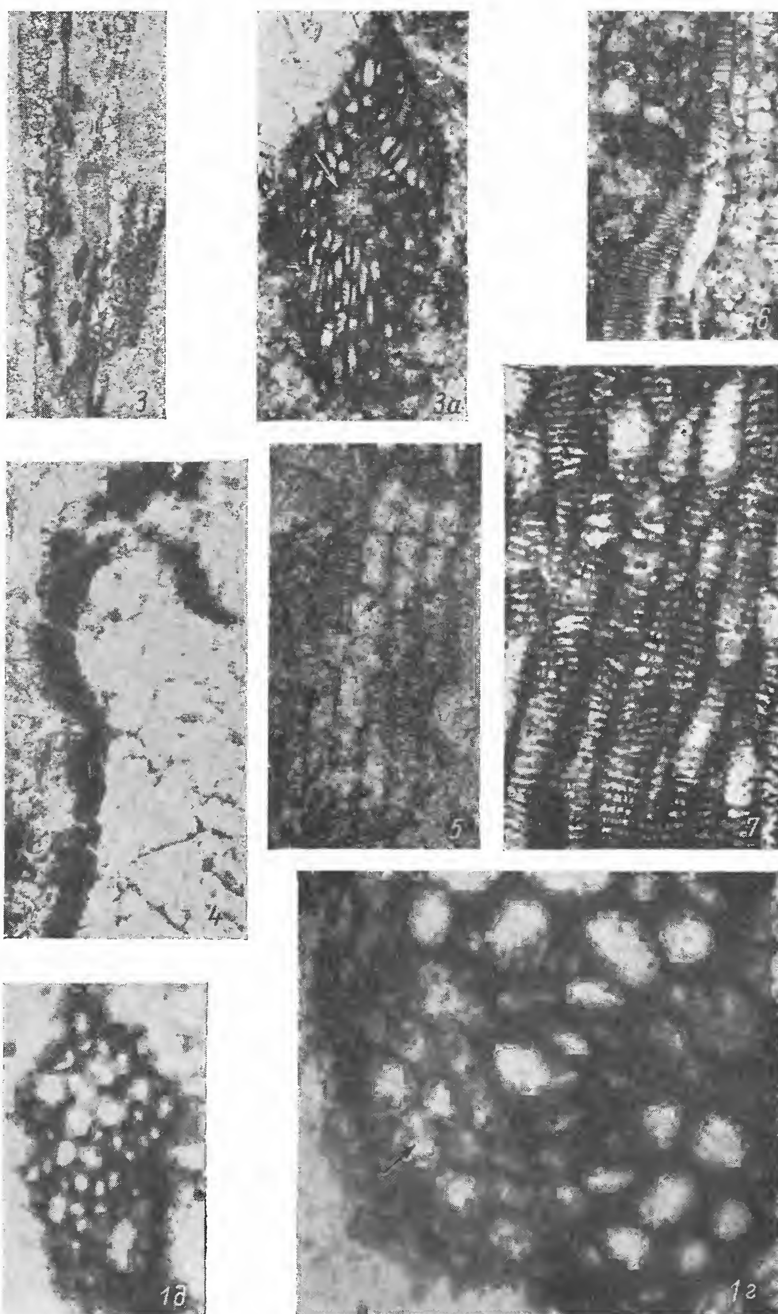


Таблица (*продолжение*).

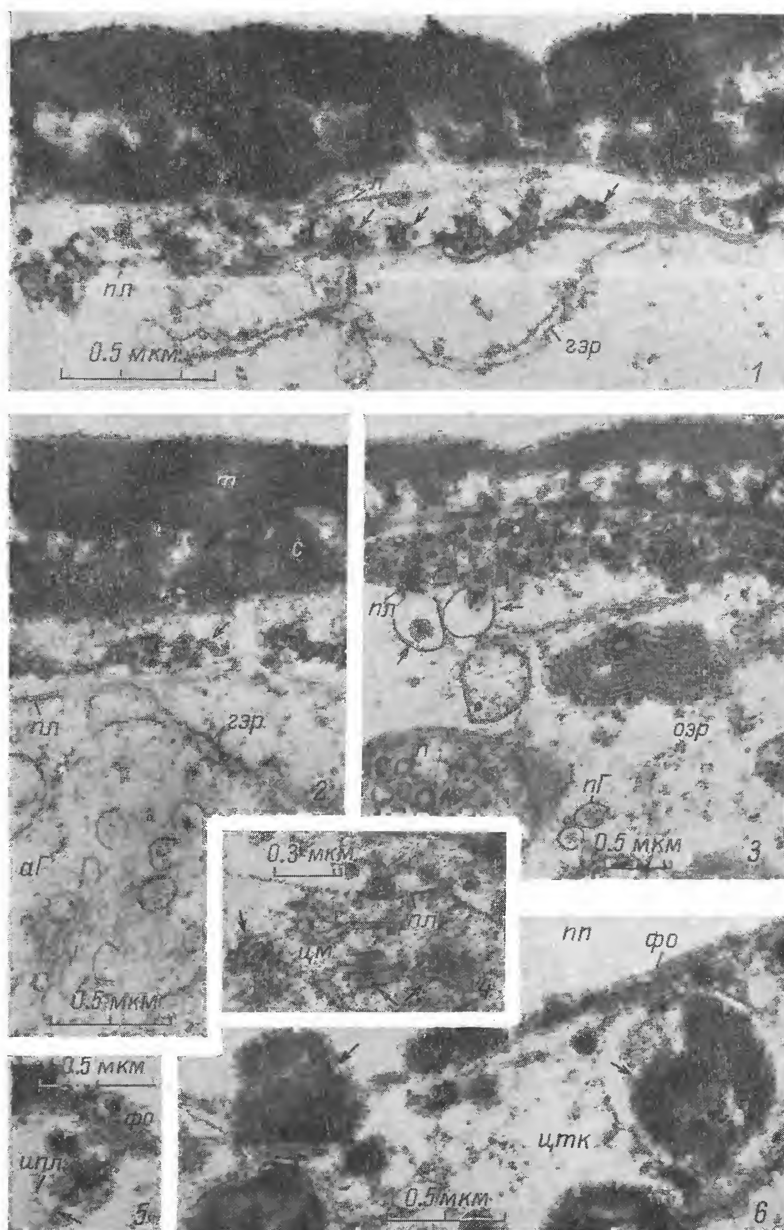


Таблица I. Начало развития интины I у *Michelia fuscata.*

1 — появление первых гранул интины I (*стрелки*) неправильно-сферической формы за плазмалеммой микроспоры. Видна ламелла достраивающейся эндэкзины; *2* — постепенное накопление гранул интины I (*стрелка*) за плазмалеммой микроспоры, аппарат Гольджи отчленяет пузырьки с фибриллярным содержимым; *3* — дальнейшее накопление сферических гранул интины I за плазмалеммой, пузырьки с темной гранулой (*стрелки*) выносят их к плазмалемме; *4* — разнонаправленные пучки микротрубочек (*стрелки*) в периферической цитоплазме микроспоры; *5*, *6* — участки тапетальных клеток, обращенные в полость пыльника (*пп*) (*5* — формирование ламеллы и полимеризация на ней спорополленина (*стрелка*) в инвагинации плазмалеммы, *6* — формирование ламелл (видны в виде белых линий) на поверхности развивающихся орбикул (*стрелки*). *пл* — плазмалемма, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *л* — ламелла, *аГ* — аппарат Гольджи, *т* — тектум, *с* — столбик, *пс* — подстилающий слой экзины, *п* — пластида, *пГ* — пузырек Гольджи, *оэр* — остатки цистерн кольчужного эндоплазматического ретикулума, *цм* — цитоплазма микроспоры, *пп* — полость пыльника, *ипл* — инвагинация плазмалеммы, *фо* — первичная фибриллярная оболочка тапетальной клетки, *цтк* — цитоплазма тапетальной клетки.

К с. 417

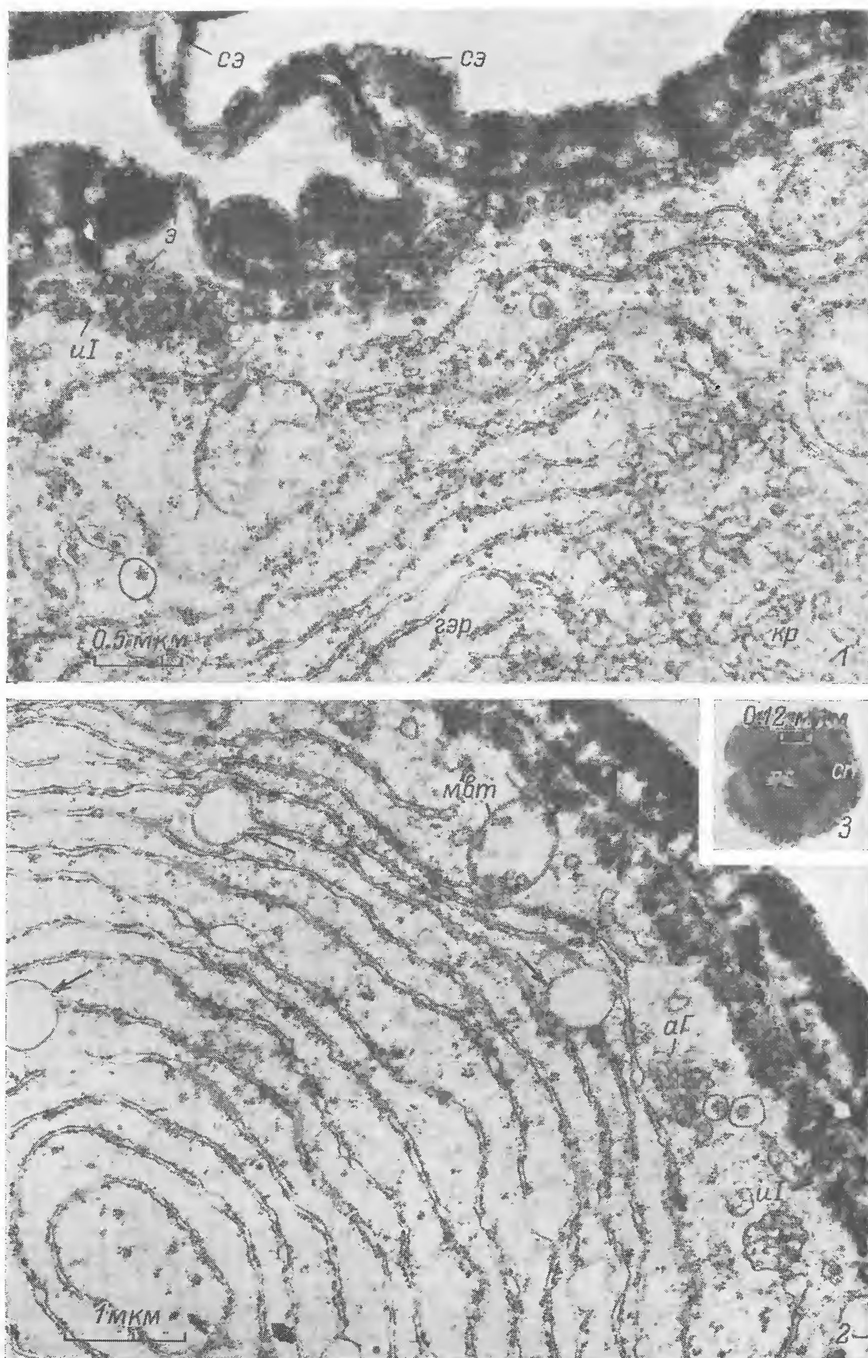


Таблица II. Различные формы эндоплазматического ретикулума в цитоплазме микроспор *Michelia fuscata* во время формирования интины I.

1 — переход цистерн кольчужного ретикулума (*кр*) в цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума; *2* — концентрический гранулярный эндоплазматический ретикулум с ампуловидными расширениями цистерн (*стрелки*); *3* — орбикула в полости пыльника. Более темная средняя часть — липидная сердцевина, более светлая окружающая зона — спорополленин. *иI* — интина I, *э* — экзина, *сэ* — складка экзины в области борозды микроспоры, *мвт* — мультивезикулярное тело, *лс* липидная сердцевина, *сп* — спорополленин; остальные обозначения, как на табл. I.

Таблица IV. Окончание формирования интины II (*1*) и спородерма зрелых пыльцевых зерен *Michelia fuscata* (*2*, *3*).

1 — цистерны ГЭР с пузыревидными расширениями по краям под плазмалеммой микроспоры (*стрелками* указаны спорополлениновые гранулы между столбиками эктэкзины); *2* — спородерма зрелого пыльцевого зерна в неапертурном районе (*стрелкой* указаны ламеллы эндэкзины, выявляющиеся в виде белых линий); *3* — спородерма зрелого пыльцевого зерна в апертурном районе. *прр* — пузыревидные расширения эндоплазматического ретикулума, *втп* — вещество тапетального происхождения — полленкит (трифина), *пом* — полости с остатками мембран, *сл* — слоистость интины II; остальные обозначения, как на табл. I и III.

К с. 420

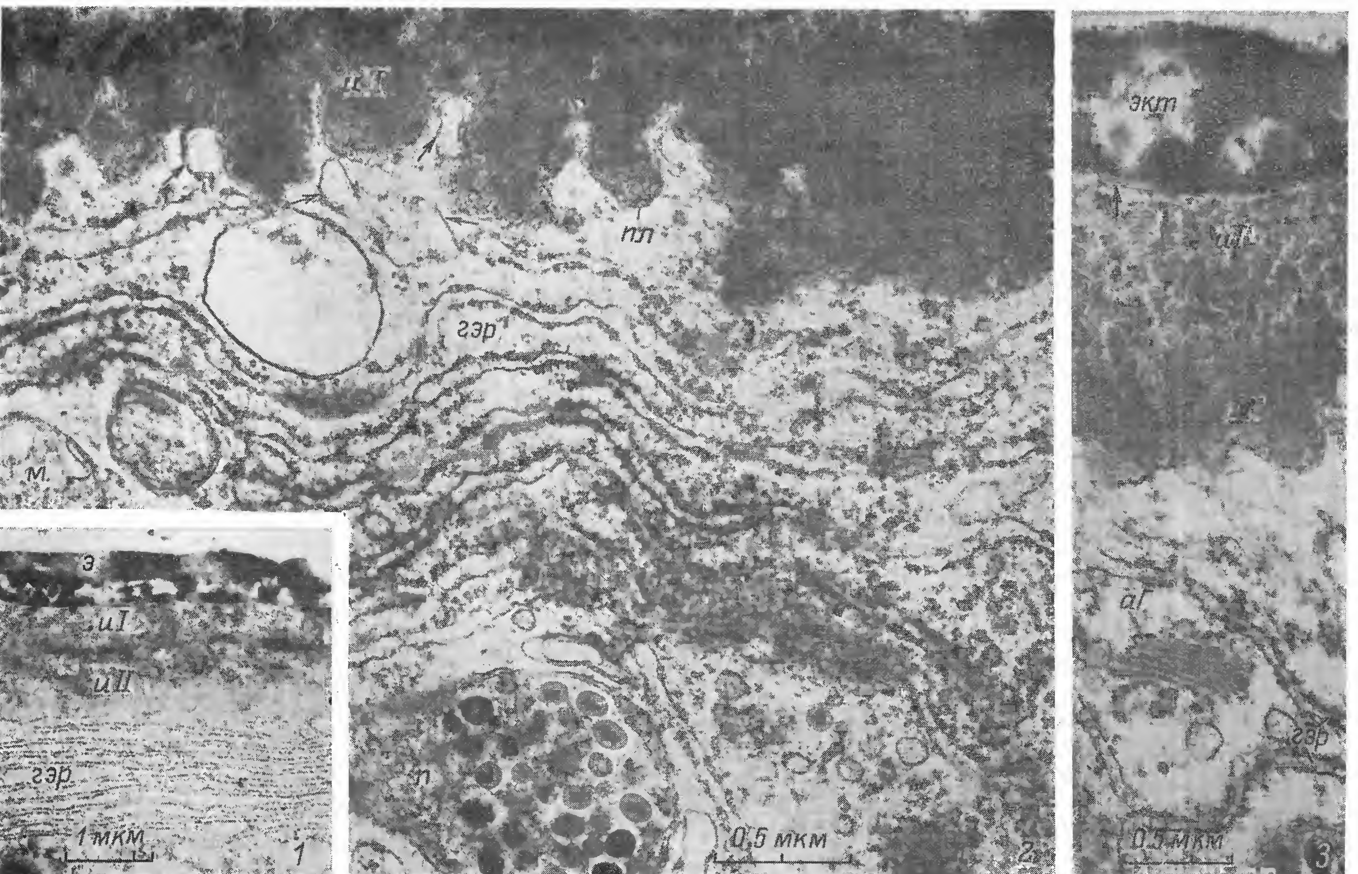


Таблица III. Формирование второго слоя интины (и II) микроспор у *Michelia fuscata*.

1 — образование массивов параллельных цистерн ГЭР под плазмалеммой (общий вид); *2* — отростки цистерн ГЭР (*стрелки*) заходят в эвагинации цитоплазмы микроспоры. *3* — активный аГ отчленяет мелкие пузырьки с темным аморфно-фибриллярным содержимым. Ламелла эндэкзины указана стрелкой. *м* — митохондрия, *экт* — эктэкзина; остальные обозначения, как на табл. I и II.

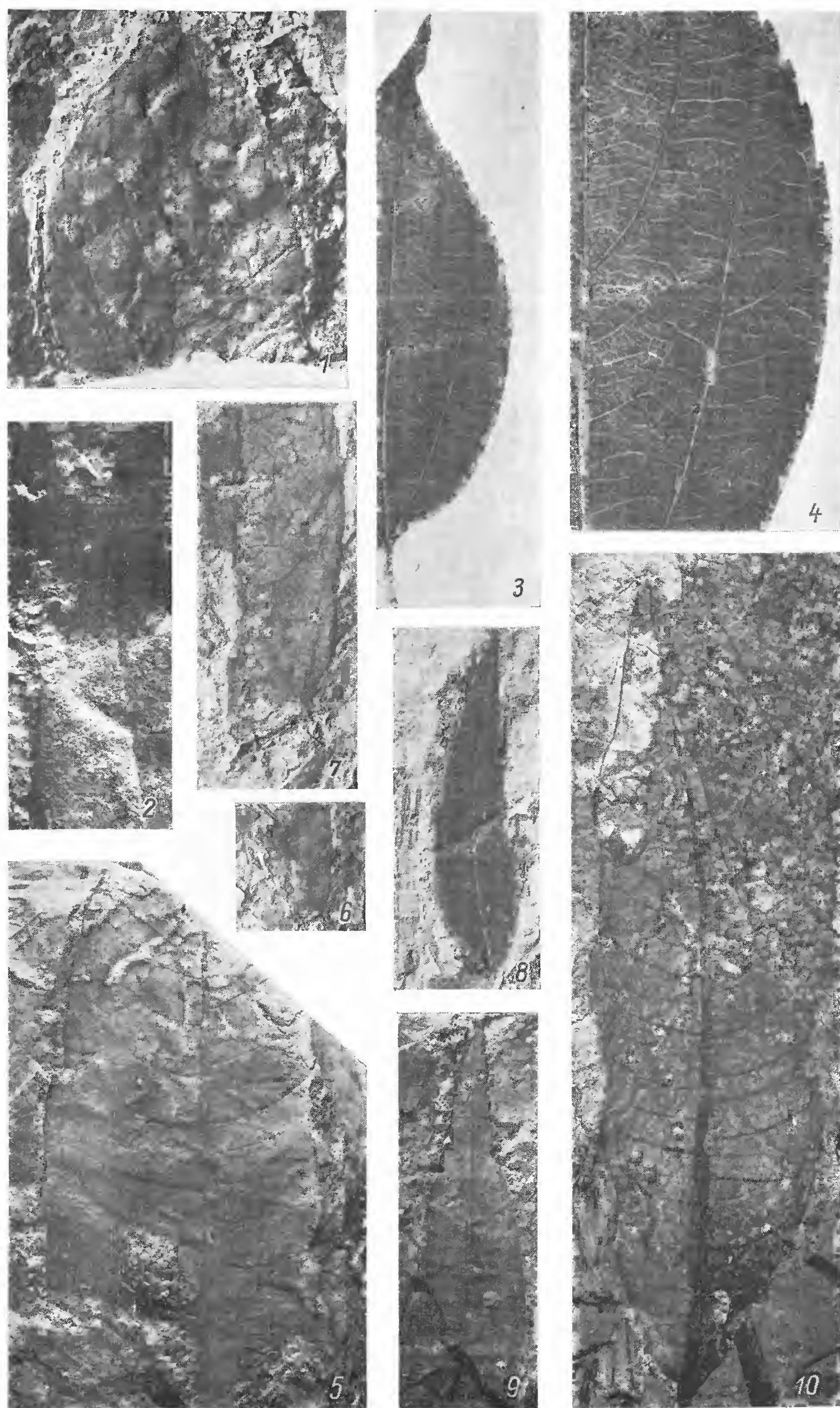


Таблица. *Celtis iljinskiae* (*1*, *2*), *C. yunnanensis* (*3*, *4*) и *Periploca kryshtofovichii* (*5—10*).

1 — лист без части основания и кончика верхушки, колл. 499, отп. 159; *2* — тот же лист, фрагмент края листа с прижатым зубчиком, ×3; *3* — лист современного аналога; *4* — тот же лист, фрагмент края, ×3; *5* — средняя часть крупного листа, колл. 499, отп. 38; *6* — нижняя часть мелкого листа, колл. 500, отп. 14б; *7* — тот же лист, ×3; *8* — целый мелкий лист, колл. 500, отп. 14а; *9* — верхушка листа, колл. 499, отп. 35; *10* — почти целый крупный лист, колл. 499, отп. 63.

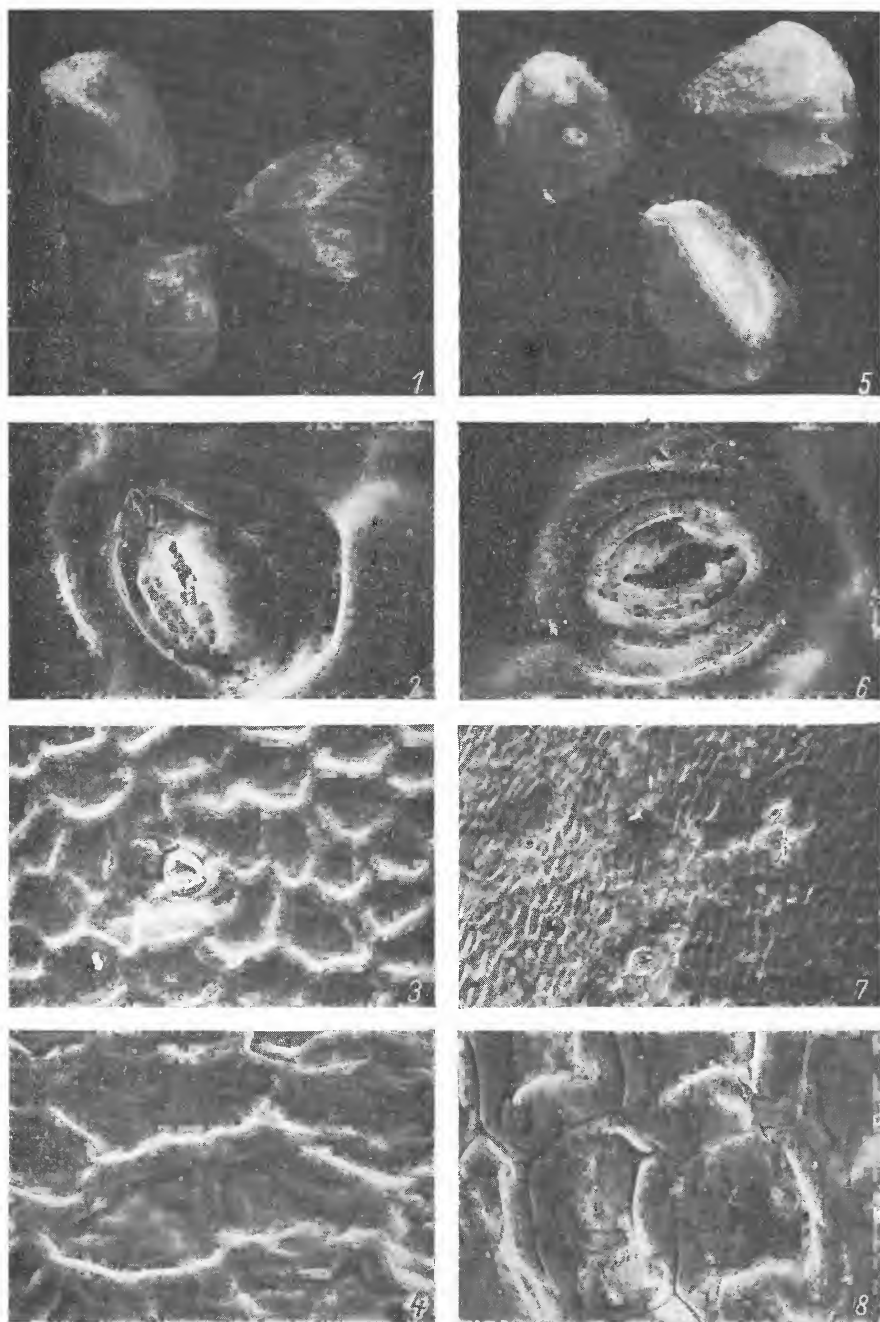


Таблица микрофотографий поверхности перикарпия и спермодермы *Rosa ecae* (*1—4*) и *R. kokanica* (*5—8*).

1, *5* — общий вид орешка, ×5.4; *2*, *3* и *6*, *7* — устьица и участки поверхности перикарпия, ×450 (увел.: *2* — 1080, *3* — 270, *6* — 810, *7* — 90); *4*, *8* — участок поверхности спермодермы, ×450.

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1986, т. 71, 4, 409—568